الشكل والوظيفة في نحل العسل

تأليف

ليسلي قودمان

ترجمة

أ.د. أحمد عبد الله آل خازم الغامدي

جامعة الملك سعود
النشر العلمي والمطابع

هذه الترجمة مصرح بها من مركز الترجمة بالجامعة لكتاب :

Form and Function in the Honey Bee
By: Lesley Goodman

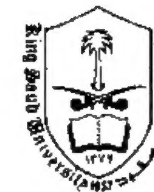
فهرسة مكتبة الملك فهد الوطنية أثناء النشر

قودمان، ليسلي.
الشكل والوظيفة في نحل العسل / قودمان، ليسلي.
ترجمة أحمد عبدالله آل خازم الغامدي، الرياض.
٢٣٦ ص، ٢٨ × ٢١ سم
ردمك ٠-٣٨٧-٥٥-٩٩٦٠-٩٧٨

١- الشكل والوظيفة في نحل العسل أ- الغامدي، أحمد عبدالله (مترجم)
ديوي ٦٣٨,١٦ ١٤٢٩/٥٧٠٠

رقم الإيداع : ١٤٢٩/٥٧٠٠
ردمك : ردمك ٠-٣٨٧-٥٥-٩٩٦٠-٩٧٨

حكّمت هذا الكتاب لجنة متخصصة شكلها المجلس العلمي بالجامعة، وقد وافق المجلس على نشره في اجتماعه السادس للعام الدراسي ١٤٢٨/١٤٢٩هـ المعقود بتاريخ ١/١٢/١٤٢٨هـ الموافق ١١/١٢/٢٠٠٧م


النشر العلمي والمطابع ١٤٣٠هـ

مقدمة المترجم

لقد دعت الحاجة إلى ترجمة وإعداد هذا الكتاب كاستجابة للحاجة الماسة له في تدريس مقررات تربية النحل والنحالة بمرحلتيها الأساسية والمتقدمة. بالإضافة إلى أهميته في تدريس علم فسيولوجيا الحشرات لطلاب مرحلتي البكالوريوس والدراسات العليا ، وللباحثين في كليات العلوم والزراعة والمعاهد الزراعية العليا، بالإضافة إلى المهتمين بمجال النحالة والعاملين بوزارة الزراعة.

لقد روعي في ترجمة هذا الكتاب أن يكون بلغة عربية مبسطة، بعيدة عن التعقيدات وقوالب الترجمة الجافة التي تنفر القارئ سريعا، بهدف جذب القارئ ويسهل عملية حصوله على المعلومة العلمية بطريقة سلسة مهما كان مستواه العلمي وخلفيته العلمية في مجال تربية النحل والنحالة، وذلك حتى تعم الاستفادة منه، في وقت تتعدد فيه مصادر المعلومات وتتدفق من كل جهة، لزاما على القارئ العربي – الذي قد لا يلم إلماما كافيا باللغات الأجنبية – أن يواكب ثورة المعلومات العالمية وأن يستزيد من هذا المنهل العلمي المنهمر بلا حدود، ليقف جنبا إلى جنب مع نظيره من أبناء الدول المتقدمة علميا.

وتقوم المملكة العربية السعودية، ممثلة في حكومتها الرشيدة بجهود جبارة من أجل تطوير العلوم المختلفة وتحديثها للاستفادة منها في تطوير آليات الإنتاج المختلفة ، ليس من أجل رفاهية الشعب السعودي فحسب، ولكن من أجل رفعة وتقدم جميع الشعوب العربية والإسلامية. ولا أدل على ذلك من كم الكتب المؤلفة والمترجمة التي تزخر بها المكتبات داخل وخارج المملكة.

إن المجهودات العظيمة التي تقوم بها حكومة خادم الحرمين الشريفين من أجل توفير الأمن الغذائي وتشجيع إنتاجه محليا يعترف بها القاصي والداني. وقد سارت الحكومة على عدة محاور وطنية أهمها المحور الزراعي، حيث تعمل جاهدة وباستمرار على نقل التكنولوجيا المتطورة وتطويعها لتناسب الظروف المحلية، مع تحويل رمال الصحراء الصفراء إلى جنان خضراء ليعم الخير على الجميع. وتأتي منتجات النحل ضمن المنتجات الزراعية المحلية التي تهتم بها الدولة عملاً بقول الله تعالى في كتابه العزيز:-

بسم الله الرحمن الرحيم

وَأَوْحَىٰ رَبُّكَ إِلَى ٱلنَّحْلِ أَنِ ٱتَّخِذِى مِنَ ٱلْجِبَالِ بُيُوتًا وَمِنَ ٱلشَّجَرِ وَمِمَّا يَعْرِشُونَ ﴿٦٨﴾
ثُمَّ كُلِى مِن كُلِّ ٱلثَّمَرَٰتِ فَٱسْلُكِى سُبُلَ رَبِّكِ ذُلُلًا يَخْرُجُ مِنۢ بُطُونِهَا شَرَابٌ
مُّخْتَلِفٌ أَلْوَٰنُهُۥ فِيهِ شِفَآءٌ لِّلنَّاسِ إِنَّ فِى ذَٰلِكَ لَءَايَةً لِّقَوْمٍ يَتَفَكَّرُونَ ﴿٦٩﴾

صدق الله العظيم (سورة النحل)

ويشـــتمل هذا الكتاب على تســـعة أبواب رئيســـية موزعة عليها وظائف أهم أعضـــاء نحلة العســـل وســـلوكياتها بـالتفصـــيل. وأدعو المولى عز وجل أن أكون قد وفقت أولا في اختيار المرجع الأصـــلي لتفهم نحلة العسل ككائن حي له إنتاجه المعروف على مستوى العالم من عســـل وغذاء ملكي وسم نحل والشمع وصـــمغ النحل وكلها منتجات لها أهميتها الغذائية والطبية المعروفة، وأن أكون قد وفقت أيضـــا في عملية الترجمة باختيار الأســـلوب العلمي البســـيط الذي يضـــفي على المعلومة دون إخلال بالمعنى أو الهدف ليزيد من شوق القارئ ويعم النفع عليه.

وختاما أشكر جميع من مدوا يد العون لي من أساتذتي وزملائي بجامعة الملك سعود بالرياضـــ أثنـــاء إعداد هذا الكتاب المترجم. وأدعو الله عز وجـــل أن يثيبهم خير الجزاء. كما أتقدم بخالص الشـــكر والتقدير لكل من هيأ لي كل الســـبل لطبع هذا الكتاب وإخراجه للنور بالصـــورة التي عليها الآن والذي يعتبر إضافة علمية للمكتبة العربية تقدمها حكومة خادم الحرمـــين الشريفين لجميع الأخوة المهتمين بعلوم النحل ووظائف أعضـــاء الحشرات داخل المملكة وفي ربوع الوطن العربي الكبير.

والله أسأل حسن الثواب

أ. د. أحمد بن عبدالله آل خازم الغامدي

جامعة الملك سعود

الرياض

إهداء المؤلف

بــكل الحب وعرفان للجميل أهدي هذا الكتاب إلى أبـــي وأمي؛ هاري وأجنس جودمان اللذين شجعاني في كل أمور الحياة وإلى كاثلين لود بروك ، ومارجريت إدورال، وايولاليا هيجينس، معلماتـــي اللاتي أيقظن بداخلـــي حب العلم وإلى تلاميذي من طــلاب البحث العلمي الذين أصـــبحوا فيما بعد أصـــدقائي ، وإلى زملائي الذين جعلوا من كل شيء مغامرة رائعة ، وفي النهاية إلى زوجي ليزلي هيلد الذي وقف بجانبي في كل الأوقات الصعبة التي مرت بي.

ليسلي ج. جودمان

تقديم

كانت الدكتورة ليسلي ج. جودمان مدرس في علم الحيوان بكلية الملكة ماري بجامعة لندن عند بلوغها سن التقاعد في عام ١٩٩٦. وخلال الثلاثين عاما السابقة كان لحماسها المتدفق في دراسة اللافقاريات، وخصوصا فسيولوجيا الإحساس في الحشرات وسلوكها، أثر كبير على كثير من تلاميذها، حيث قام بعضهم بالدراسة للحصول على درجة الدكتوراه تحت إشرافها. وكنت أنا أحد هؤلاء الطلبة الأوائل الذين درسوا تحت إشرافها لهذه الدرجة العلمية، حيث عرفت بخبرتي الشخصية أن لها اهتمامات عظيمة ليس من الجهة العلمية لطلبتها فحسب، بل ومن جهة حياتهم ووظائفهم ونشاطاتهم أيضا، وبالتالي فقد أصبحت صديقة عزيزة وناصحة مخلصة.

لقد كانت اهتماماتها العلمية تتضمن الرؤية والسلوك الذي يتحكم في رؤية الحشرات وخاصة نحل العسل. وفي عام ١٩٨٣، انتخبت عضو مجلس الجمعية الدولية لأبحاث نحل العسل (إبرا)، ومن خلال معاملتها وتفاعلاتها الإنسانية مع علماء النحل ومربي النحل تأكدت من ضرورة تأليف كتاب ليستفيد منه المهتمين بعلوم النحل ومن غير الدارسين في المرحلة الجامعية الأولى على حد سواء. وكان هدفها وصف بعض الموضوعات عن علم حياة النحل التي تعلمها جيدا والتي تلقى اهتماما من الآخرين. وكان من ضمن أفكارها أن تزود هذا الكتاب ببعض الرسوم التوضيحية والصور غير التقليدية، وخططت أن تحصل على تمويل هذا الكتاب من خلال الجمعية الدولية لأبحاث النحل، على أن تستغل الجمعية العائد المادي من هذا الكتاب في تدعيم نشاطاتها.

كان هذا الكتاب في بعض مراحل إعداده عندما هاجم الدكتورة جودمان سرطان الرئة، وعندما توفيت في عام ١٩٩٨ كان لازال بعيدا عن مرحلة الاستكمال. وقبل وفاتها أنشأت اتحاد ليسلي ج. جودمان لأبحاث فسيولوجيا الحشرات وكلفت أعضاءه باستكمال هذا العمل بعد وفاتها، وبالتالي فقد عهد لي بصفتي رئيسا لهذا الاتحاد أن أتأكد من استكمال ونشر هذا الكتاب. ويرجع التأخير المتوالي في إخراج هذا الكتاب بالدرجة الأولى إلى عدم قدرتي على استقطاع الوقت الكافي لعمليتي استكماله ونشره، وأتعشم أن تتفهم ليسلي ذلك جيدا وهي في العالم الآخر.

إننا نلتزم بخطة ليسلي التي وضعتها بشأن هذا الكتاب بكل إخلاص وأمانة، ونأمل أن نكون قد أشبعنا رغبتها في تسجيل المعلومات التي يرغب المهتم بعلم النحل في معرفتها وخصوصا عن كيفية أداء النحل لوظائفه. وأي خطأ يمكن أن يكتشف سيكون مني.

أرجو الإحاطة أنه إذا لم يذكر غير ذلك في أي موضع في الكتاب فإن كلمة النحل أو نحل العسل تعني نحل العسل الأوروبي *Apis mellifera*. وقد استخدمت هنا تسميات "النباتات الجديدة بالجزر البريطانية" للعالم سي.ستاس (دار نشر جامعة كمبردج عام ١٩٩٥)
أما أسماء أعضاء الحس وحروفها الهجائية فقد أخذت عن قاموس المصطلحات الحيوية للعالم إي. لورانس (الطبعة الثانية عشر).

ريتشارد ج. كوتر
أستاذ علم الحشرات التطبيقي
ورئيس قسم إدارة المصادر الزراعية سابقا،
معهد المصادر الطبيعية - جامعة جرين ويتش

شكر

كثير من الناس ، وأنا منهم ، ساعدوا ليسلي في كتابة واستكمال هذا الكتاب ، لذلك فإن عدد منهم يستحق الشكر الخاص. فقد ساعد ليسلي كثيرا كل من هايدي برايس توماس مدير الخدمات المعملية وكيث بيل المسئول عن المجهر الإلكتروني في مدرسة العلوم الحيوية ومدرسة العلوم الطبية ، وجون كاولي بقسم الكيمياء بكلية الملكة ماري بجامعة لندن. لقد سهلت هايدي استخدام أجهزة المجهرين الضوئي والإلكتروني ، في حين حافظ جون على طوائف نحل العسل ، بينما قام كيث بتعريف وتشريح وإعداد أنسجة نحل العسل وأخذ الد ؤر سواء بالمجهر الضوئي أو المجهر الإلكتروني الموجودة بهذا الكتاب ، كما قام برسم التركيب الدقيق لغدة ناسونوف. أما الرسوم البيانية والأشكال الجميلة المنشورة بهذا الكتاب فقد أعدها مايكل ج. روبرتس. جزيل الشكر لجون روبرتس ، كاريف باي ، على تصميمه صفحات الغلاف وكذلك جون ديكسون الذي لعب دورا متكاملا في إعداد هذا الكتاب حيث أخذ على عاتقه مهمة صعبة في تصميم وضع الأشكال والصور والرسوم في أماكنها الصحيحة في مواضيع المتن ، كما أرادت وحددت ليسلي قبل وفاتها. لقد ساعدت كيم جيل مور الدكتورة ليسلي في الحصول على المعلومات العلمية المرتبطة بمواضيع الكتاب كما قامت بكتابة أصول ومسودات الفصل الثامن من الكتاب ، وقامت بقراءة ومراجعة الابواب المستكملة الأولى. لقد ساعدني لين ديكس في إعداد المادة العلمية لكتابة الفصل السابع الذي لم تكن قد بدأت ليسلي في إعداده قبل وفاتها. ولا يمكن إغفال بينيلوب وولكر في المراحل المتأخرة من إعداد الكتاب ومراجعة مسوداته والمساهمة في إخراجه بصورته النهائية. لقد تم إدارة هذا العمل بكل كفاءة وجدية بواسطة باميلا مون ، نائب مدير الجمعية لأبحاث نحل العسل ، وبدونها كنا سنفشل بالتأكيد في إخراج هذا العمل.

إن ليسلي قد تركت الإهداء المذكور سابقا بنفسها قبل رحيلها.

ريتشارد ج. كوتر

المحتويات



الشكل رقم (١,١). قرن الاستشعار الأيسر لشغالة نحلة العسل: الاصل (العقلة القاعدية) والعذق والسوط المكون من عشر عقل. لاحظ علبة رأس النحلة ذات الشعر الكثيف. تغطي أيضا العين المركبة بشعيرات المستقبلات الميكانيكية (mh) بالرغم من وجود تغذية عصبية لهذا الشعر وله وظيفة استقبال ميكانيكي. ويبين الشكل نقاط تمفصل عقلة الأصل مع علبة الرأس وكذلك العذق مع الأصل بالسهم الأحمر على الشكل.

الفصل الأول:

أعضاء الحس على قرن الإستشعار (الشم والتذوق واللمس والسمع في النحلة)

The antenal sense organs (Smelling, Tasting, Touching, Hearing in the bee)

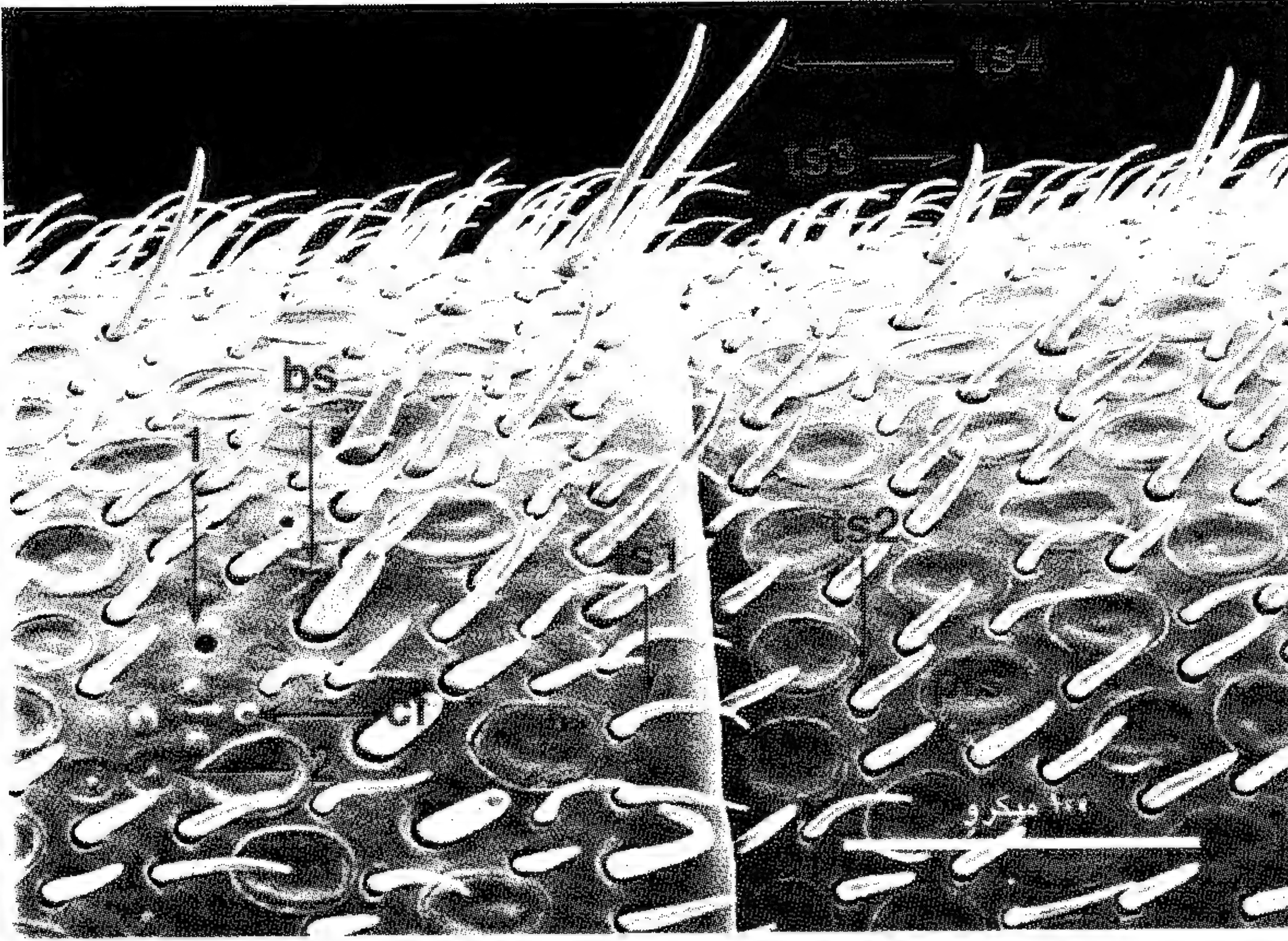
يوجد زوج من قرون الاستشعار على هيئة زوائد متحركة تخرج من علبة الرأس لتؤدي وظائف متعددة في حياة النحلة. يغلف سطح قرن الاستشعار المستقبلات الحسية وهي ما يطلق عليها أعضاء الحس حيث توجد بأعداد هائلة الشكل رقم (١،١؛١،٢).

تقع معظم مستقبلات الشم وكثير من مستقبلات التذوق على قرون الاستشعار مما يعني أن هذه المستقبلات تلعب دورا حاسما في الاتصال الكيميائي بين النحل، الأمر الذي يؤدي إلى تنظيم حياة الطائفة. خارج خلية النحل، تعتبر حاسة الشم أحد العوامل الهامة في توجيه النحل السارح.

تحمل قرون الاستشعار أنواع أخرى من أعضاء الحس منها تلك التي تستقبل الأصوات التي يحملها الهواء نتيجة رقص النحل (الاهتزازات الراقصة)، وهي أصوات توصل معلومة للنحل الآخر، حيث يوضح أفضل أماكن السروح للحصول على الغذاء. تستخدم مستقبلات اللمس على سطح قرون الاستشعار في كثير من سلوكيات النحل، فمثلا عندما تتناول النحلة الغذاء فإن مستقبلات اللمس تلعب دورا أساسيا في تحديد سمك ونعومة جدران العيون السداسية الشمعية بالقرص، وكذلك طبيعة ودقة سطح بتلات الأزهار. وتوجد مستقبلات يمكنها إزاحة قرون الاستشعار خلال الطيران، ويعتقد أنها تلعب دورا في عملية التحكم في الطيران.

بالإضافة إلى ما سبق، توجد مستقبلات أخرى تتأثر بالتغيرات التي تطرأ على درجات الحرارة والرطوبة، وتتأثر بكمية ثاني أكسيد الكربون.

يتكون كل قرن استشعار من ثلاث عقل، هي العقلة القاعدية وتسمى الأصل Scape يليها العذق Pedical ثم السوط أو الشمراخ Flagellum. ينقسم السوط إلى عدة عقيلات عددها عشرة في الأنثى (الملكة والشغالة) وإحدى عشرة في الذكر. وعموما يشار إلى هذه العقيلات في المراجع بالعقل، ولو أن هذه التسمية ليست صحيحة لعدم وجود عضلات داخلية واضحة بهذه العقيلات. يوجد اثنان من الروابط لقرن الاستشعار: يرتبط الأصل بعلبة الرأس بواسطة غشاء يسمى غشاء نقرة قرن الاستشعار الذي يسمح لقرن الاستشعار بإحداث حركة دائرية. ويلاحظ أن السوط يتحرك مع العزق كوحدة واحدة، وكلاهما يرتبط بالأصل وبالغشاء الذي يرتكز عليه الأخير، ليسمح لهما بالحركة لأعلى ولأسفل بالنسبة للأصل.



الشكل رقم (١,٢). قطاع صغير بين عقلتين من عقل السوط يبين أعضاء الحس الموجودة على قرن الاستشعار. توجد نماذج مختلفة من شعرات اللمس الميكانيكية (ts1، ts2، ts3، ts4)، وأعضاء الحس المخروطية (bs)، والصفائح الحسية (pls)، وأوتاد حسية دقيقة جدا داخل نقر (السهم رقم ١ الرأسي) وأعضاء الحس ذات القبوة (cf) وأوتاد حسية ذات قمة مفلطحة (السهم رقم ٢ الأفقي).

أولاً: حاسة الشم في النحل

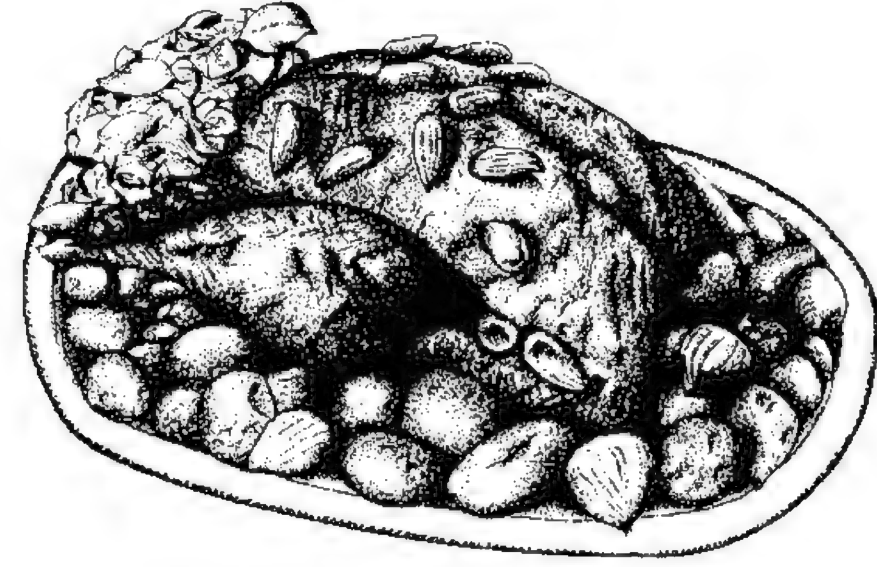
The sense of smell in the bee

إن الرائحة التي تنبعث من الأجسام الحيوية للنباتات و الحيوانات ذات تراكيب كيميائية معقدة حتى الفرمونات (المركبات الكيميائية التي تفرز بواسطة الحيوانات لتتصل بالأفراد الأخرى التابعة لنفس النوع) غالبا ما تتكون من خليط من مركبين أو أكثر، فمثلا فرمون ناسونوف Nasonov Pheromone، الذي يفرز في حالات عديدة لتجميع الشغالات يحتوي على الأقل على المكونات السبعة، وتستجيب المستقبلات الشمية على قرون الاستشعار لهذه المكونات السبعة. كما يحتوي فرمون الملكة على العديد من المكونات. وتعيش النحلة في بيئة ذات روائح غنية ومعقدة، سواء داخل الخلية أو خارجها، ويمكن أن تتغلب على ذلك بإمكانية تمييزها لخليط الكيميائيات التي توجد حولها، حيث تميز بين الفرمون التحذيري ومصادر السروح لمجاميع متباينة من النباتات. وجدير بالذكر أن لون وشكل الزهرة لهما أهمية كبيرة في انجذاب النحلة نحوها من مسافة بعيدة أثناء طيرانها، وعند اقترابها من الزهرة تصبح الرائحة هي العامل الأساسي في عملية الانجذاب. ففي النهار الدافئ، يفرز النبات المزهر من ٤٠ إلى ٥٠ أو أكثر من المركبات الكيميائية المتطايرة، فإذا ما كانت أزهار هذا النوع من النباتات غنية بالرحيق فإنه يمكن للنحلة أن تميزها (الشكل رقم ١,٥). في الحقيقة، تستعمل النحلة عادة جزء من هذه الكيميائيات المتطايرة في تحديد بصمة الرائحة للنبات. وتصبح هذه المهمة من الصعوبة بمكان عند وجود مجاميع متباينة من الأنواع النباتية في البيئة.

إن حساسية النحل للروائح كبيرة، وتماثل الإنسان في ذلك، حيث أمكن تحديد الحد الحرج للرائحة لكل نوع من أنواع النباتات. وكمثال، في حالتي الإنسان والنحلة أمكن تحديد الحدود الحرجة وكانت متماثلة لزيت الموالح وزيت الياسمين وحمض البروبريونيك [١]،[٢] عند تركيزات تتراوح ما بين $١٠^{-١٠}$، $١٠^{-١١}$ مولر. هذا وقد وجد أن السعة النحلية للتمييز بين مئات الروائح المختلفة متماثلة أيضا مع نظيرتها في الإنسان. علاوة على ذلك، فإن المركبات ذات التراكيب المختلفة (ولكن متماثلة في الرائحة بالنسبة للإنسان) تحدث ارتباكا للنحلة، والنحلة سريعة الاستجابة للروائح حيث يمكنها حفظها، ومعظم الروائح يمكن أن تحفظ على مستوى يصل إلى ٩٠٪ من الاختيار الصحيح بعد زيارة واحدة لمصدر هذه الرائحة [١]،[٣]. وتتحقق أهمية الروائح في حياة النحلة من الحقيقة التي تفيد أن معظم المستقبلات على قرن الاستشعار تستعمل في الشم. فما هي مستقبلات الشم وكيف تعمل؟... هذا ما سوف تجيب عنه المعلومات اللاحقة.

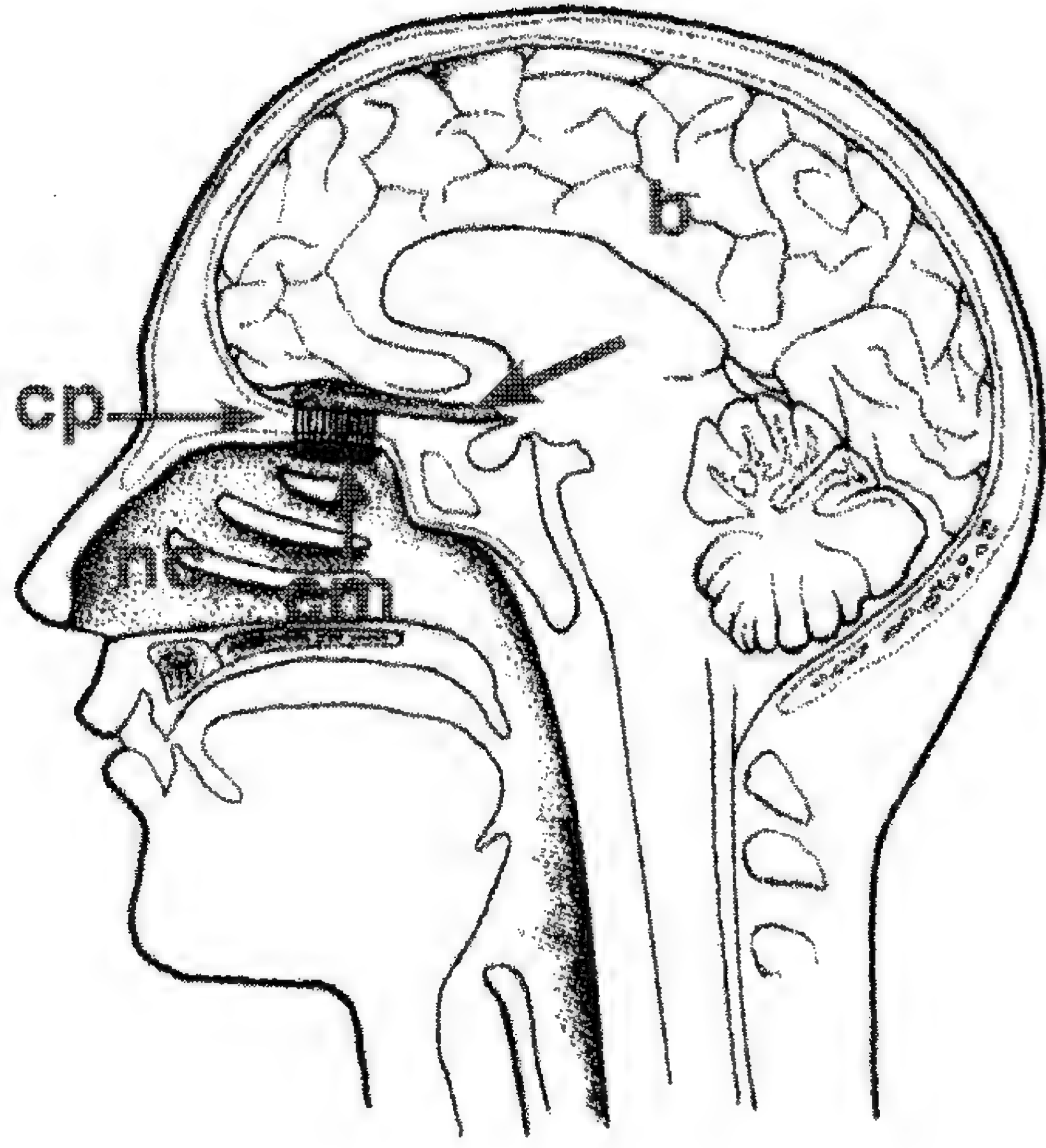
ثانياً: الشم في الإنسان
Smelling in human

إنه من السهولة معرفة ترتيب التراكيب الشمية في الحشرات إذا ما عرفت عملية الشم في الإنسان. لاختبار الروائح في البيئة، يجب تعريض خلايا المستقبلات الشمية الرهيفة في الإنسان للهواء، ولكن في نفس الوقت يجب حمايتها ومنعها من الجفاف. ويتحقق ذلك بربطها بالجهاز التنفسي (الشكل رقم ١,٣). تتجمع خلايا المستقبلات الشمية مع بعضها في الجزء العلوي من التجويف الأنفي لتشكل الطبقة المخاطية الشمية Olfactory mucosa، ويدخل تيار مستمر من الهواء إلى التجويف الأنفي، حيث يصفى ثم يدفأ ويظل رطبا. يوجد داخل التجويف الأنفي

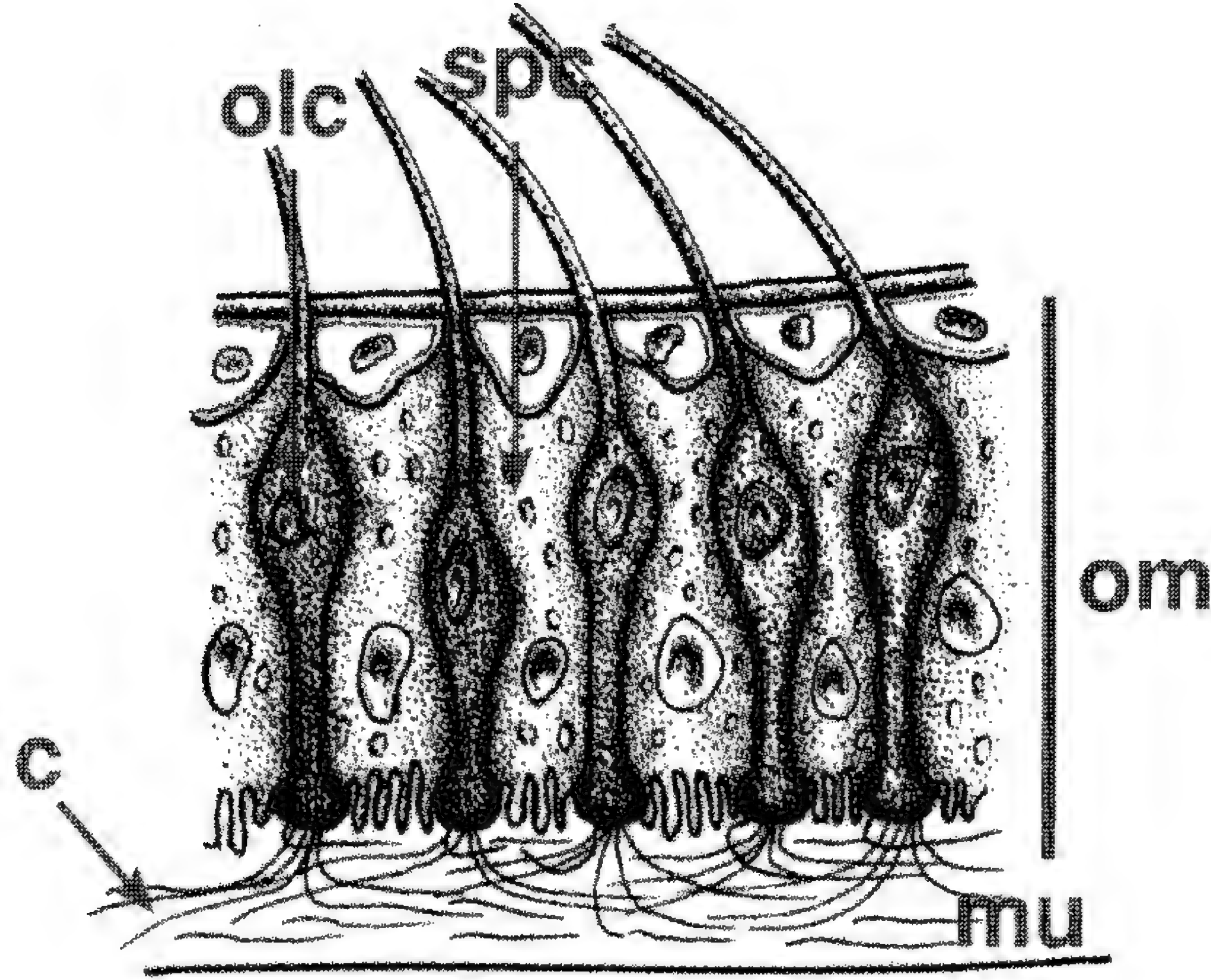


شعر يعمل كمصفاة حيث يحجز الحبيبات الصلبة الكبيرة التي تدخل مع الهواء. يبطن التجويف الأنفي غشاء مخاطي يتكون من خلايا كأسية Goblet cells تفرز المخاط وخلايا طلائية ذات أهداب تتحرك باستمرار، وبالتالي تحرك المخاط فوق سطح التجويف الأنفي ولأسفل في البلعوم. يدعم التجويف الأنفي أوعية دموية تعمل على تدفئة الهواء الداخل فيه، بينما يحافظ المخاط على رطوبة الهواء ويحمي الأهداب الرهيفة. عند الاستنشاق، يندفع تيار الهواء داخل الأنف ويمر فوق الغشاء المخاطي. في الإنسان، يوجد حوالي ٣٠ مليون خلية مستقبلة شمية في كل فتحة من فتحتي الأنف و يتصل بكل واحدة منها خلية عصبية تنتهي في المخ [٤].

ولكل خلية من خلايا المستقبلات الشمية مجموعة من الأهداب. التي تلتصق من أسفل بالطبقة المخاطية ويمتد مساحة سطحها محتويا على عدة مئات من الثنايا (الشكل رقم ٤,١). وقد وجد أن الجزيئات البروتينية التي تشكل أماكن القبول للجزيئات الشمية يتم حملها على هذه الأهداب ولكي يتم التفاعل مع أماكن القبول يجب أن تمر الجزيئات الشمية في هواء الشهيق على الطبقة المخاطية. وجدير بالذكر



الشكل رقم (٣,١). قطاع طولي لرأس إنسان يبين الطبقة المخاطية الشمية (om) التي تحد التجويف الأنفي (nc). ترسل الخلايا الشمية محاورها العصبية خلال ثقوب الصفيحة المخية (cp) في الانتفاخ الشمي (السهم). يعتبر هذا التركيب مركز أولي مجهز للمعلومات الشمية حيث تصل بعد ذلك إلى المساحات الخاصة بالمخ (b).



الشكل رقم (١,٤). قطاع في الطبقة المخاطية الشمية (om) تبين الخلايا الشمية المنفردة (olc) مع أعصابها الممتدة إلى الانتفاخ الشمي. يلاحظ أن نهاياتها الخارجية مهدبة (c) وتقع في طبقة المخاط (mu)التي تفرز بواسطة غدد الطبقة المخاطية. تحمل الأهداب أماكن الاستقبال. وحيث أن الخلية الواحدة قد تحتوي على أعداد كبيرة من الأهداب تصل إلى حوالي الألف فإن مساحة الاستقبال من الطبقة المخاطية (حوالي ٥ سم^{2}) تزيد زيادة مؤثرة إلى حوالي ٦٠٠ سم^{2} من الخلايا المدعمة (Spc).

أن المـواد ذات الرائحة، والتي تـذوب بدرجة عالية في المـاء يمكنها أن تـذوب في الماء وتجتـاز الطبقة المخاطية المائيـة إلى أماكن القبول، ولـو أنه يوجد كثير من المـواد ذات الرائحة والتي لا تذوب في الماء في حـين أنها يجـب أن تمر عبر الطبقـة المخاطية. أن البروتينـات الصغـيرة التـي تظهـر تشابهـا عاليا مع مجموعـة كبـيرة مـن جزيئـات المـواد ذات الرائحة (البروتينـات المرتبطـة بالمـواد ذات الرائحة) تفرز كمـواد رش في التجويف الأنفـي، ويعتقـد أن هذه البروتينات المرتبطـة بالمـواد ذات الرائحة قد تلعب دورا في عمليـة الشم، حيث تنقـل جزيئات المواد ذات الرائحـة والكارهـة للماء عبر المخاط بجـوار أماكن القبول حيث يحدث التنبيه.

كيف تنبه جزيئات المواد ذات الرائحة الخلايا المستقبلة؟

ترتبـط الجزيئـات بأماكـن القبـول للبروتينـات الموجـودة في غشـاء الأهداب. ويكون هـذا التداخل بدايـة لسلسلة من التفاعلات الكيميائيـة داخل الخلية، التي تتسبب في فتح مسـام أيونية في الغشاء وينتج عن ذلـك تدفق أيـوني بين خـارج وداخل الخليـة. وهذا يـؤدي إلى تغيير الشحنـة الكهربية عبر سطـح الغشاء الخلـوي مسببـا فقـدان استقطاب الخليـة التي نبهت، وينتج ذلك بداية السيـالات العصبية في الخلية العصبية المرتبطـة، وينتقل هـذا السيـال العصبي مـن الخلية المستقبلة إلى المخ. بعد ذلك تزال جزيئات المواد ذات الرائحة مـن أماكن القبول بفعـل الإنزيمات المحللة. وتعمـل البروتينات المرتبطـة بالمـواد ذات الرائحة أيضا علـى إنهاء التنبيه ويصبح المـكان معدا للتفاعل مع جزيء آخر.

معظم الأشخاص يمكنهم تمييز أكثر من ٢٠٠٠ رائحة مختلفة كيف يقدرون على ذلك؟

من غـير المحتمل أن يوجد عدد مـن أماكن القبول المختلفة علـى الأهداب الشمية يوازي عدد المواد ذات الروائـح المتباينـة، حيث يمكـن للإنسـان دائما شم الروائـح المختلـة الجديـدة بعـد انطلاقهـا في الجـو مباشرة. ويعتقد أن العوامل التي تتحكم في تفاعل أي جـزيء من مادة ذات رائحة مع أحد أماكن القبول هي مجموعـة مـن العناصـر التركيبيـة التي تنتمـي لهذا الجـزيْ، ويتضمـن ذلـك شـكل ذو الأبعـاد الثلاثية والمجاميـع الوظيفية الموجودة على الجزيء وصفاته الفيزيائيـة الكيميائيـة. وقـد لوحظ أن بعضـ أماكن القبـول لها احتياجـات خاصة جـدا، وخصوصا تلك التي تتفاعل مع الفرمونـات (هذه حقيقة ومعروفة في الحشرات)، وبعض أماكـن القبول الأخرى تكون أقل خصوصيـة وسوف تتفاعل مـع مجموعة من المركبات المتشابهـة في التركيـب. وجديـر بالذكـر أن بعض الخلايـا المستقبلة قد يكون لها أكـثر من نموذج لأحد أماكـن القبول علـى أهدابهـا، والتي تزيـد من عدد المركبـات التي يمكـن أن تستجيب لهـا. ويمكن تثبيط الخلايـا بواسطـة الرائحة، كمـا يمكن أيضـا أن تنبه بواسطـة روائح أخـرى، وبالتالي فـإن روائح معينة ومحـددة قد تثير بعضـ الخلايا المستقبلـة بينما تثبط روائـح أخرى البعضـ الآخرمن الخلايـا. لذلك فإنه يمكن مـزج الروائح بواسطة المنبه الـذي يعبر طبيعيا عن حالة الحيـاة اليومية، حيث تنتج التأثيرات المعقدة في الخلايـا المستقبلـه عندما تتـم التأثـيرات المثيرة والمثبطة.

عندما تمر جزيئات المواد ذات الرائحة على الطبقة المخاطيـة الشمية فإنها تذوب فيهـا أو تحمل عبرها وترتبط بأماكـن القبول بها بطريقة مناسبة، وبالتالي فإن تنبيه الخلايـا يقود إلى هـذه الأماكن. ويتم ذلك عـبر ملايـين عديدة مـن الخلايـا العصبيـة المرتبطة بالخلايـا الشمية. حيث تدخل نهايات الخلايا العصبية إلى المخ [٧]،[٨].

ثالثاً: الشم في النحل
Smelling in bees

إن أساس آلية الشم في النحلة هو نفسه في الإنسان حيـث تتفاعل جزيئات المـواد ذات الرائحة مع أماكن القبـول التركيبية المناسبة، وينتج عـن ذلك إثارة عبر الخلايـا العصبية الشمية في المخ حقا، ويرى كثير من الباحثـين أن أساس آليات الشم في الحشرات متماثلة. فقد أظهرت الدراسات المقارنة انه يوجد تماثل واضح في التركيب العام والتركيـب الدقيق لدورات الشم في المملكة الحيوانية، حيث تحتوي الرخويات والحشرات والفقاريـات على أعداد هائلة مـن المستقبلات الشمية التي تتجمع علـى الركام العصبـي Neuropile الذي يتكون مـن خلايا غير مترابطـة ومرتبة في مجموعات تسمى الكبب Glomeruli. تبرز الخلايا العصبية من المجموعة الأولى من خلايا المجموعة الثانية المرتبطة بوظيفة الذاكرة (طبقة القشرة في الفقاريات وأجسام عيش الغراب في الحشرات وكلاهما في المخ) (٧).

على المحيط الخارجي، توجـد نفس الاحتياجات

على الحشرات والإنســان حيث من الضروري تعريض أعداد هائلة من الخلايا المستقبلة الرفيعة لتيار هوائي يحتوي على جزيئــات المــواد ذات الرائحة، ولو أن هذا يسبب مشكلة عامة للحشرات لأن النسبة بين مساحة سطحهــا إلى حجمها كبـيرة، ويعني ذلـك أن الجفاف يكون خطــرا. وتقلل الحشرات خطــر الجفاف إلى أقل حد ممكن بتغطية جسمها بطبقة من الجليد. وهذا الجليد يمنع فقد الماء من الجسم بجانب عمله كهيكل خارجي. ويستكمــل منع تسرب المــاء مــن الجسم بتغطيــة الجليد بطبقة رقيقة من الشمــع. ويمتد الجليد على هيئة طبقة رقيقة داخل فتحات الجسم المختلفة بما فيها الفم والمستقيم وأماكن مــرور الهواء في الجهاز التنفسي. ومــع ذلك فــإن الجهــاز التنفسي في الحشــرات (انظر الفصــل السادســ) لا يشــارك في عمــل الجهــاز الشمي، حيــث يدخــل الهواء مباشرة لخلايــا وأعضاء الجســم في الأنابيب (القصبــات) الممتدة مــن الجليد. وهذه الأنابيب خالية من الطبقة المخاطية المبطنة لها.



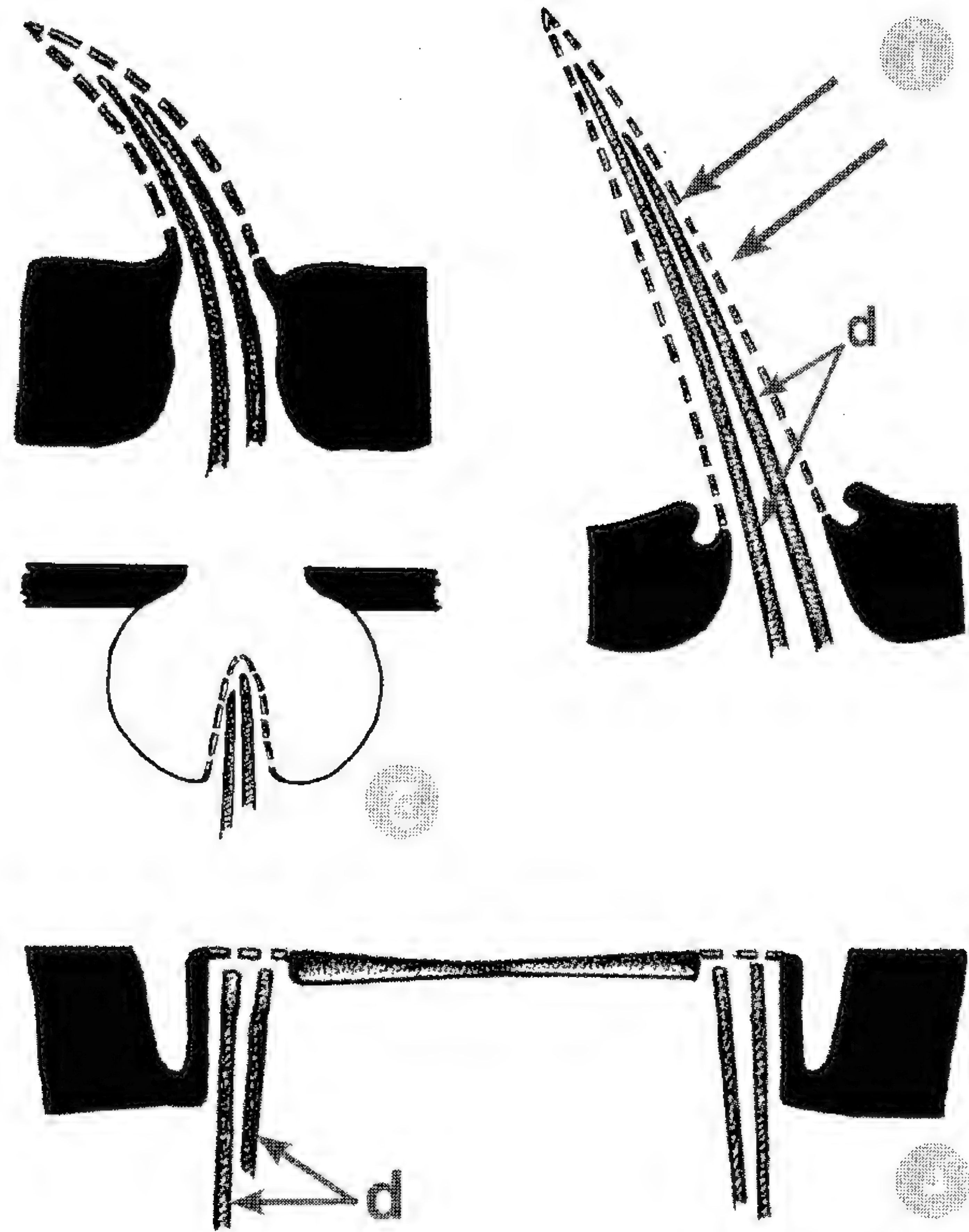
وغالبــا ما تكــون الحــركات التنفسية غير منتظمة في الحشرات وتظل فتحات هذا الجهاز مغلقــة بقدر الإمكان لتمنع فقد الماء، وطالما هذه الفتحات مغلقة في الغالب أو مغلقة جزئيا فإن دخول جزئيات المواد ذات الرائحة تكون محددة بدرجــة كبيرة. علاوة علــى ذلك، تقع هذه الفتحات على طول جانبي جسم الحشرة وليس على النهايــة الأمامية حيث يلزمهــا أن تستكشف البيئة التي تتحرك فيها الحشرة.



تتغلــب الحشرات علــى هذه المشكلــة بوجود معظم مستقبلاتهــا الشميــة على قرون الاستشعــار التي تنشأ أمــام الجســم والتــي، عنــد الطــيران علــى وجــه الخصوص، يمر عليها تيار الهواء الذي يحمل جزيئات المــواد ذات الرائحــة. ومع ذلك فإنــه لا يزال هناك صعوبة في تعريضــ الخلايا المستقبله لتيار الهواء مع فقد الحــد الأدنى من الماء. وبدلا مــن وجود الخلايــا المستقبلــه في تجمع واحــد، كما في الطبقــة المخاطية الشميــة Olfactory mucosa، فــإن الخلايــا هنــا تنقسم إلى مجاميع صغيرة، كل مجموعة ترتبط بتعديل معين على سطح الجليد. وهــذه التعديلات تأخذ أشكالا كثيرة مثــل الشعيرات الجليديــة، والأوتاد، والأوتاد المنغمســة في التراكيب التــي تشبه النقــر أو الصفائح (الشكلين رقمــي ١,٦ ؛ ١,٧ ؛ ١,٨ ؛ ١,٩). ويخترق الجــدر الجليديــة الدقيقــة لهــذه التراكيــب العديد من القنوات الدقيقة جدا والتي يبلغ قطر الواحدة منها ١٠



الشكل رقم (١,٥). نحل يزور نبات اللفت ذو البذور الزيتية Brassica napus للحصول علــى الرحيق وحبوب اللقاح. تم تعريف كثير من المركبات الطيــارة المنبعثة من اللفت ذو البذور الزيتيــة وأظهرت الدراسات أن القليل من هــذه المركبات الطيارة الرئيسية المنبعثة من هذا النبات يمكن أن تميزها النحلة [٣٤].



الشكل رقم (٦, ١).

أمثلة على المستقبلات الشمية لقرون استشعار الحشرة

(أ) تغطي شعيرات اللمس الميكانيكية الكبيرة بثقوب دقيقة (الأسهم). تمتد للتفرعات الشجيرية (d) الخاصة بخلايا المستقبلات الشمية لأعلى في الغلاف بمحاذاة الثقوب. ويلاحظ اثنان من هذه التفرعات فقط.

(ب) خلية حسية صغيرة شبيهة بالشعيرات.

(جـ) الأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة، صغيرة مخروطية الشكل وتنغمس في الجليد المحتوي على أشواك قصيرة تغطي الثقوب الدقيقة.

(د) الصفائح الحسية ذات أشكال بيضاوية تغطي مساحة من الجليد بحافة خارجية تحمل أشواك عديدة وصغيرة وصفوف من الثقوب الدقيقة بينها. ويلاحظ أن التفرعات الشجيرية (d) للخلايا الحسية تمتد حول الحافة التي تحد الثقوب الدقيقة.

نانومتر، حيث يوجد عدد من القنوات يصل إلى الألف على الشعيرة الواحدة (الشكلين رقمي ١,٦ أ، ب؛٧, ١ب)(٩). ويلاحظ أن الزوائد المتفرعة الدقيقة لخلايا المستقبلات الشمية إما أن تمتد داخل الشعيرات والأوتاد أو ترقد تحت القنوات الدقيقة للصفائح (الشكلين رقمين ٦, ١ ؛٧, ١).

وتمر الجزيئات الشمية عبر هذه القنوات الدقيقة لتصل إلى أماكن القبول على أغشية الخلايا المستقبله. يحتوي قرن الاستشعار على عدة آلاف من هذه الخلايا الحسية التي غالبا ما تتضمن عدة أنواع مختلفة. وعادة يتفرع عضو الحس إلى عدة فروع تشكل ٥-٣ خلايا مستقبلة في تجويفها، ولكن في بعض الخلايا الحسية يمكن أن يوجد عدد أكبر من الخلايا الشمية قد يصل إلي ٥٠. وبرغم أن الفروع السابق الإشارة إليها تغمر في سائل (اللمف المستقبل)، فإن الفتحات المقيدة للقنوات الدقيقة تمنع فقد الماء الزائد من الخلايا الحسية. لذلك تتعرض مساحة كبيرة من سطح الغشاء المستقبل للهواء المحمل بالجزيئات الشمية بينما يحافظ هذا الغشاء على حمايته ورطوبته. إن شكل قرن الاستشعار وتنظيم الشعيرات الحسية عليه في بعض الحشرات، وخاصة ذكور الفراشات، يظهر درجة عالية من التخصص من حيث كفاءة تصفية وترشيح الجزيئات ذات الرائحة من الهواء.

تحتل فتحات القنوات الدقيقة جزءً صغيراً جداً من المساحة السطحية للشعرة الحسية أو الصفيحة الحسية ولكن يتم اصطياد الجزيئات الشمية على جميع سطح الشعرة الحسية في الطبقة البروتينية الدهنية الدقيقة Lipoprotein التي تغطي السطح الجليدي(الشكل رقم ٧, ١ ج). تهاجر الجزيئات المصطادة في الطبقة البروتينية الدهنية إلى فتحات القنوات الدقيقة وعندما تصل بداخلها فإنها قد تمر إلى الغشاء المستقبل من خلال الأنابيب الدقيقة التي تمتد لتصل إلى سطح الغشاء (الشكل رقم ٧, ١ ج). وفي حالة عدم وجود أنابيب دقيقة فإنها تعبر الليمف المستقبل مباشرة إلى الغشاء المستقبل [١٠]. في الحشرات توجد البروتينات المرتبطة بالمواد ذات الرائحة في الليمف المحيط بالفروع وترتبط به ،ثم تنتقل جزيئات المواد ذات الرائحة إلى أماكن القبول على هذه الفروع. وتحتوي النهايات المتفرعة للخلايا المستقبله كثير من أماكن مستقبلات البروتينات في غشائهم. ويمكن لجزيْ المادة ذو الرائحة أن يتفاعل مع المكان إذا كان ذو وضع نسبي مناسب. وكما هو الحال في الإنسان، يفتح هذا التفاعل (بطريق غير مباشر) البوابات الأيونية في الغشاء، و بالتالي يحدث تدفق متتابع للأيونات في الخلية، وينتج عن ذلك فقدان استقطاب غشاء المستقبل، ويؤدي ذلك إلى بدء حدوث السيالات العصبية في الخلية العصبية المستقبلة، وتنتقل هذه السيالات إلى كبيبات فصي قرون الاستشعار في المخ. وفي النحلة، كما هو الحال في الإنسان، تزال جزيئات المواد ذات الرائحة من الأماكن المستقبلة بعد التنبيه إما بالتحلل الإنزيمي للجزيء أو بارتباطه بجزيء بروتين.

المستقبلات الشمية وسط أعضاء الحس على قرون الاستشعار

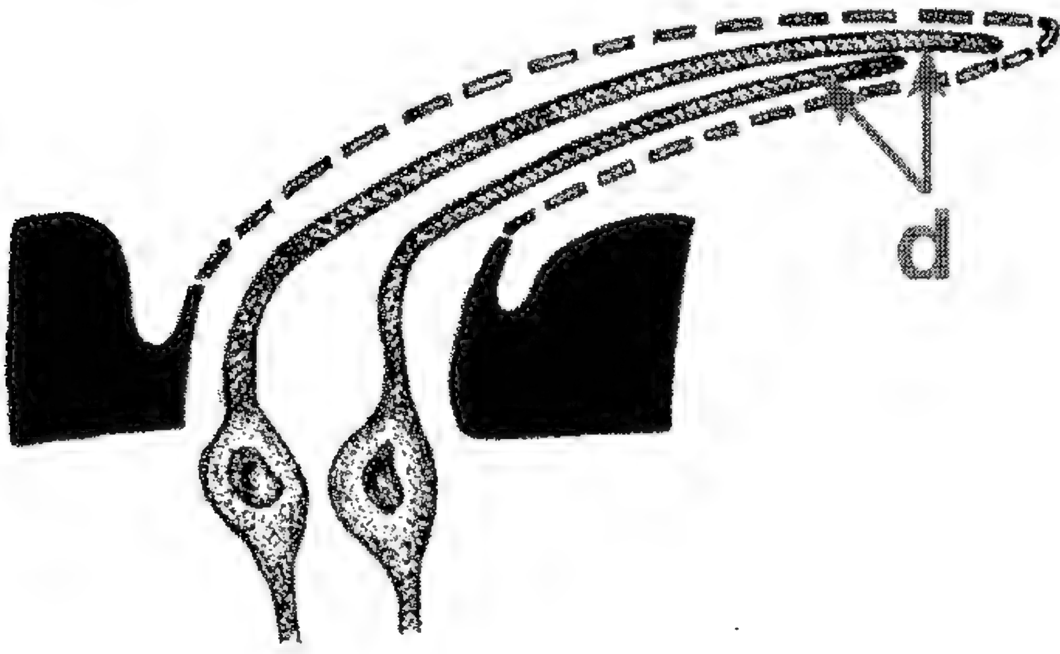
يغطى قرن الاستشعار تراكيب عديدة الأشكال تشبه الشعيرات ذات الأطوال والأقطار المتباينة، الأوتاد القوية والسميكة، والأوتاد النحيلة والضعيفة، والأوتاد التي تغوص تحت السطح والصفائح البيضاويه. والسؤال الذي يطرح نفسه الآن هو:-

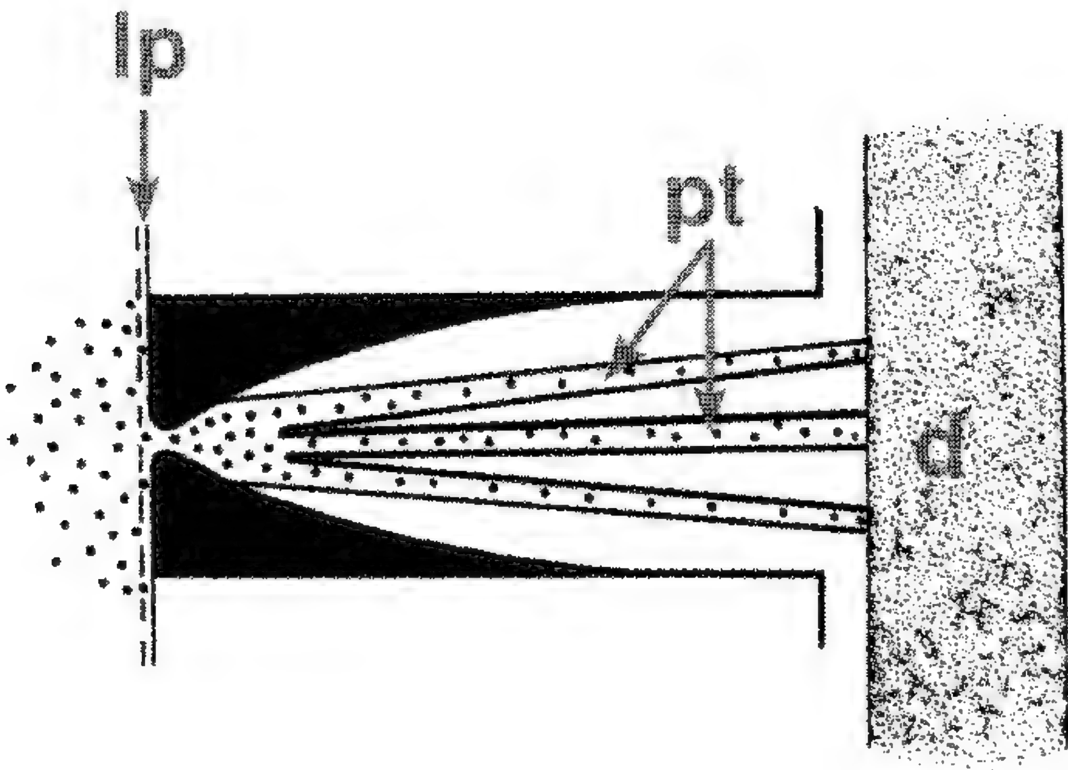
أي من التراكيب تؤدي وظيفة كخلايا شمية؟

إن اختيار وتحديد وظيفة كل من هذه الخلايا تبدو من الصعوبة بمكان، نظراً لحجمها المتناهي في الصغر وقربها من بعضها بدرجة تبدو متلاصقة، وكل ذلك يجعل تسجيل السيالات العصبية للمستقبلات بحالة فردية من الصعوبة جداً بمكان. لذلك فإن الوظيفة يمكن أن يستدل عليها من التركيب لمعظم المستقبلات.

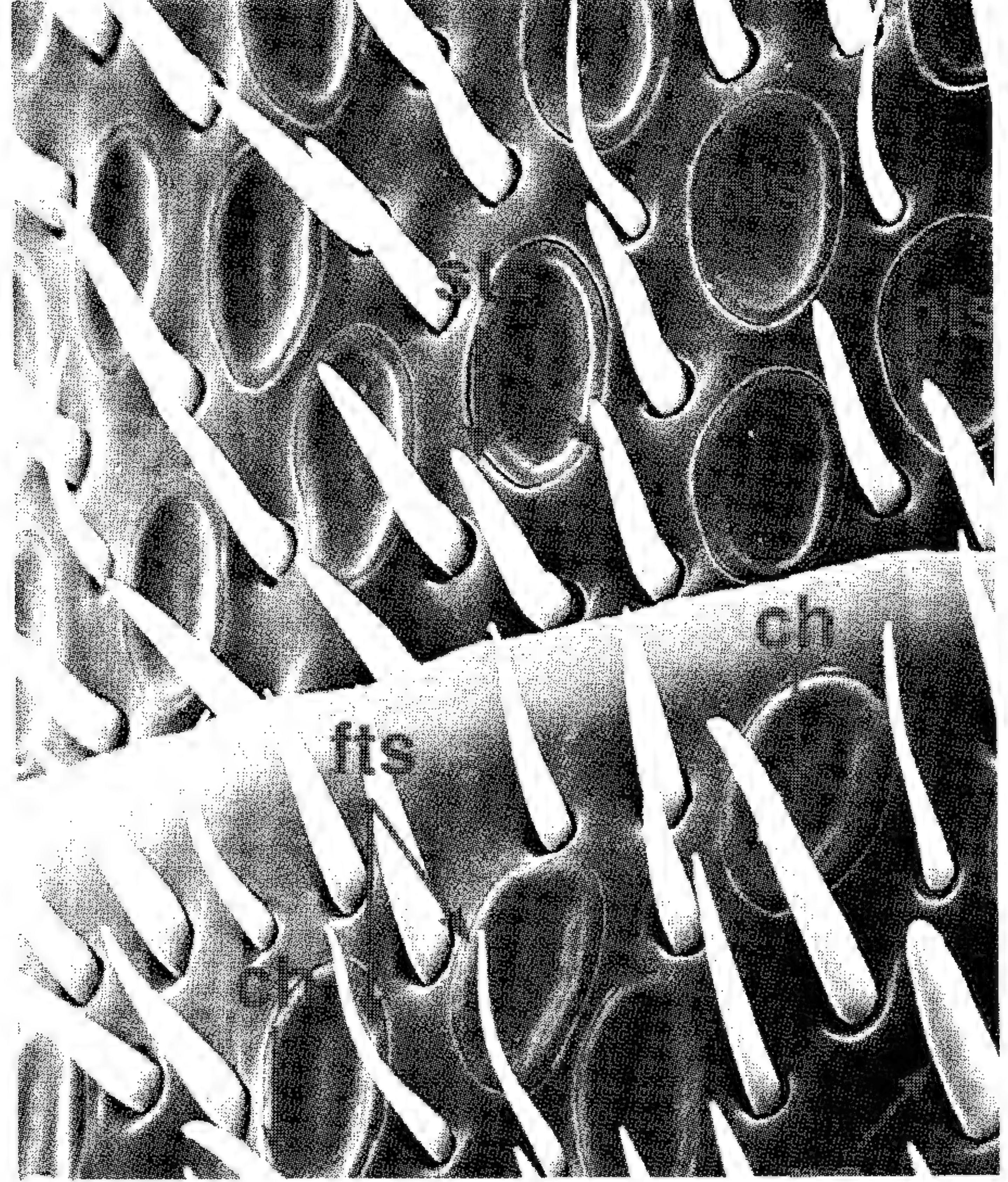
وتقسم أعضاء الاستقبال على سطح قرن استشعار النحلة إلى سبعة أنواع مختلفة (الشكلين رقمي ١,٨؛ ١,٩)[١١]، [١٢]، [١٣]. وتوجد شعيرات لمس ميكانيكي Trichoid تبلغ حوالي ٣٠٠٠ خلية على قرن استشعار الشغالة، وهي عبارة عن تراكيب شبيهه بالشعر والتي يمكن أن تقسم إلى عدد من الأشكال قد تصل إلى الخمسة، وتتراوح ما بين القصيرة والاسطوانية والمرنة إلى الطويلة والجامدة وسميكة الجدار. والأخيرة تسمى في بعض الأحيان أشواك اللمس الميكانيكية Chaeticae. بالإضافة إلى ما سبق، توجد أربعة أشكال أخرى مختلفة من التراكيب الشبيهة بالشعر، الزوائد الشعرية Setae هي زوائد غير مزودة بتغذية عصبية ومن الصعوبة بمكان تمييزها عن شعيرات اللمس الميكانيكية Trichoid من حيث التركيب الخارجي لكلاهما فقط. أما أعضاء الحس المخروطية Basiconic فهي عبارة عن تراكيب شبيهه بالأوتاد أو المخاريط. وتعرف الأعداد الهائلة من التراكيب التي تشبه الصفائح والممتدة على طول سطح قرن الإستشعار باسم الصفائح الحسية Placoid، وتتركب الأوتاد الحسية الحسية الدقيقة الموجودة داخل النقر Coeloconic وتلك التي توجد داخل انفاق Ampullaceae من أوتاد أو مخاريط محززة توجد في أنفاق دورقية الشكل في الجليد، ويختلفون فقط في عمق الانفاق، حيث يلاحظ ان الخلايا الحسية التي توجد داخل أنفاق تكون أعمق وذات فتحة ضيقة على السطح. تتركب الأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة



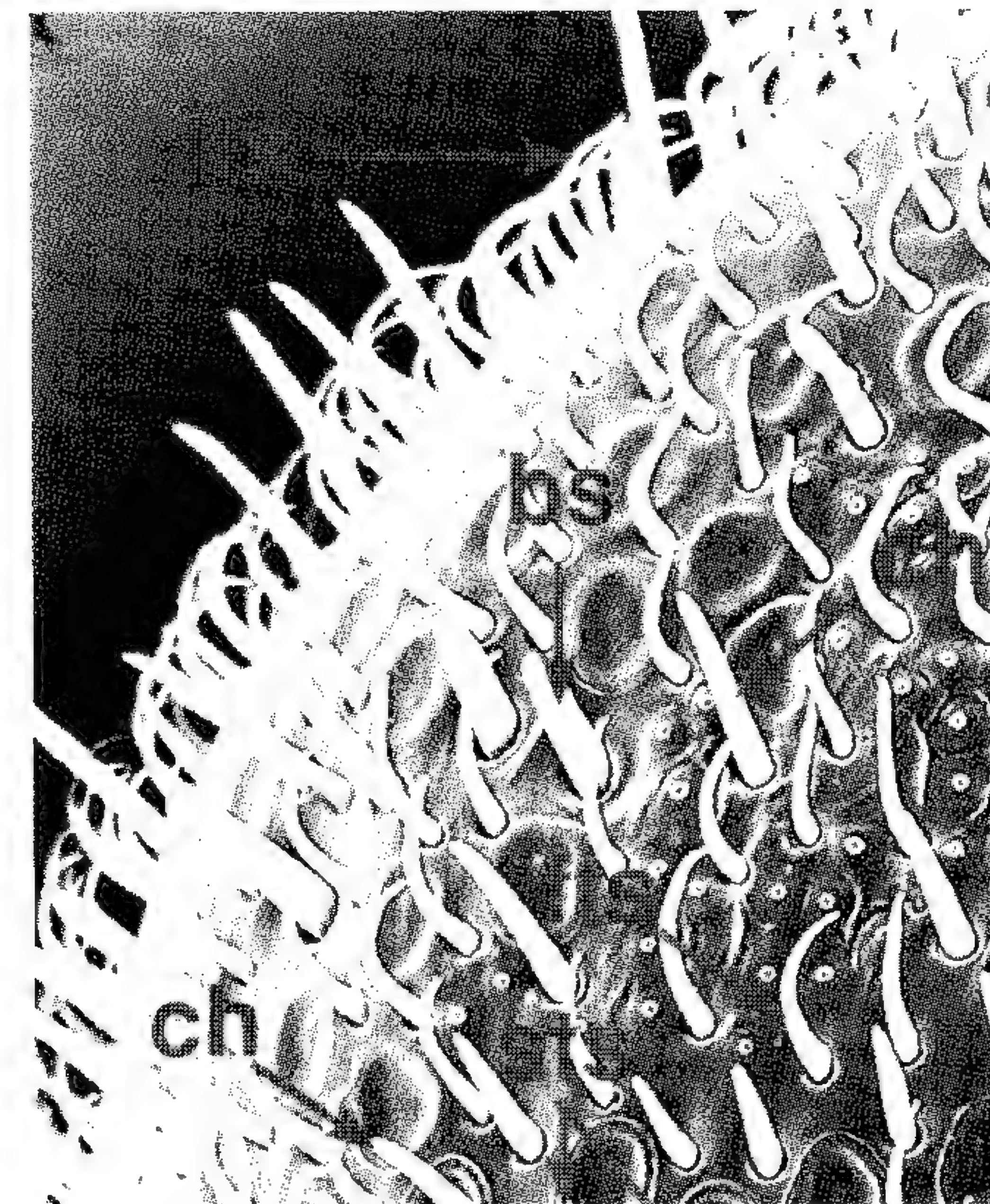




الشكل رقم (١,٧). (أ) خلايا حسية على هيئة شعيرات لمس ميكانيكية على هيئة حرف S (انظر أيضاشكل رقم (١,٢) موجودة على سوط قرن الاستشعار لشغالة نحلة العسل.
(ب) رسم تخطيطي في قطاع في خلية حسية يبين القنوات الثقبية بالجليد مع التفرعات الشجيرية (d) لخليتين من الخلايا الشمية من ٥ -١٠ خلايا والتي تغذي عصبيا الشعيرات الحسية.
(جـ) قطاع خلال فتحة لواحدة من القنوات الثقبية يبين الأنابيب الثقبية الدقيقة (pt) والتي من خلالها يمر الجزيئات الشمية (النقط السوداء) إلى السطح الخارجي للتفرعات الشجيرية. تصطاد الطبقة الرقيقة البروتينية الدهنية (lp) الجزيئات على جميع سطح الشعيرة الحسية، وترحل الجزيئات خلال الطبقة إلى مدخل الثقب.



الشكل رقم (١,٨). عقلتان من سوط قرن استشعار شغالة نحل العسل يبينان نمازج مختلفة من أعضاء الحس: شعيرات لمس ميكانيكية على هيئة شكل حرف S (Sts) ، شعيرات لمس ميكانيكية على هيئة أوتاد، وتعرف في بعض الأحيان باسم الخلايا الحسية الهلبية (ch)، أعضاء الحس المخروطية (bs)، والصفائح الحسية (pls).



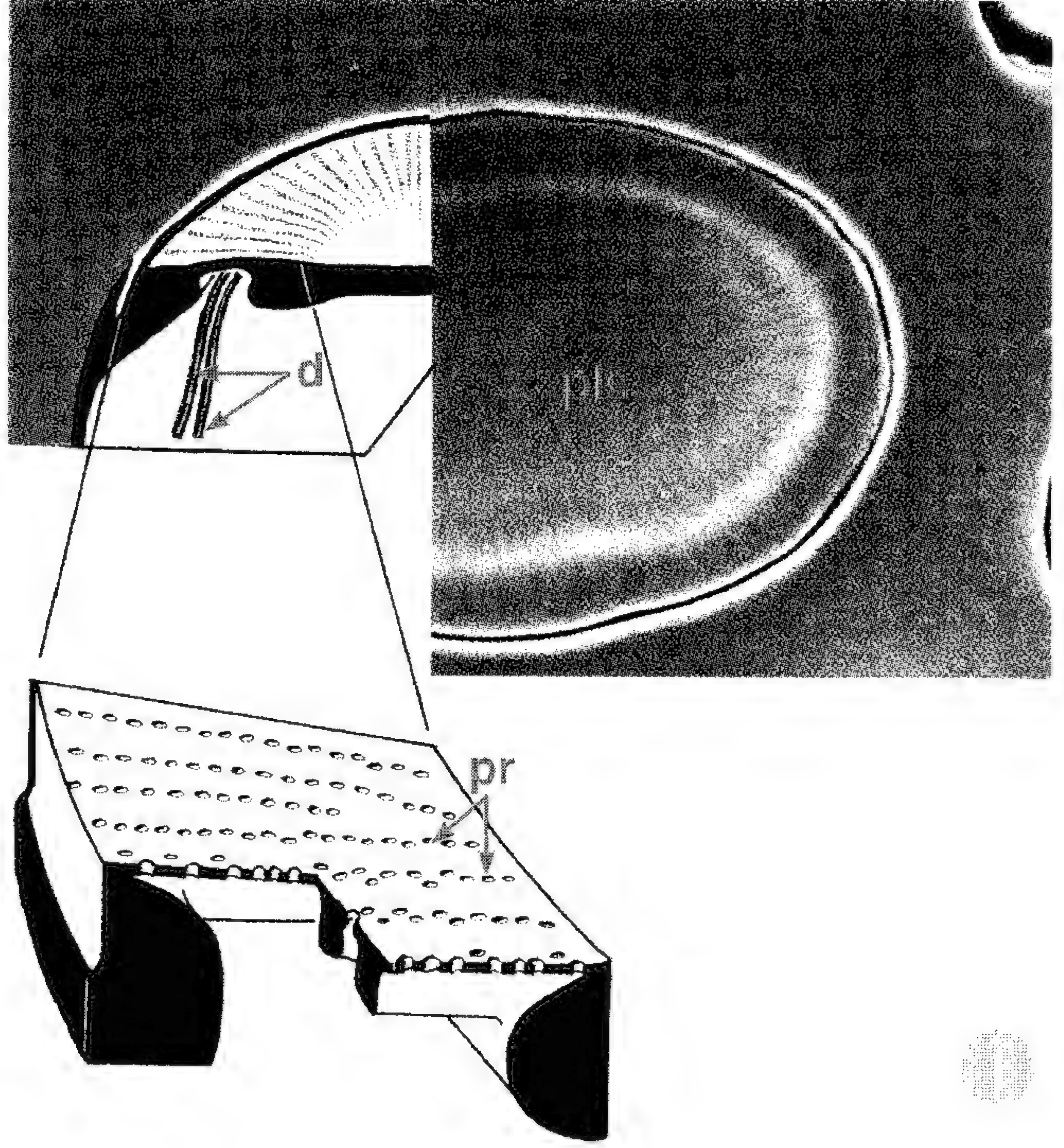
الشكل رقم (١,٩). طرف السوط لقرن استشعار شغالة نحل العسل يبين أنواع مختلفة من أعضاء الحس: شعيرات اللمس الميكانيكية الدقيقة (fts) شعيرات اللمس الميكانيكية التي على هيئة شكل حرف S (Sts) وشعيرات اللمس الميكانيكية التي على هيئة أوتاد او أعضاء الحس الهلبية (ch)، والصفائح الحسية (pls) ، واعضاء الحس المخروطية (bs).

coelocapitular من تجاويف دائرية سطحية قليلة العمق في الجليد ، وكل واحدة تحتوي على مخروط يشبه جسم عيش الغراب وترقد تحت سطح قرن الاستشعار مباشرة. كذلك يوجد عدد قليل من اعضاء الحس وعائية الشكل Paniform ، وهي عبارة عن تراكيب صغيرة تشبه القبة وتحاط بحلقة من تجاويف ضحلة على الجليد. وبالإضافة إلى هذه التراكيب الخارجية فإن عضو جونستون Johnston's organ الذي يؤدي وظيفة خاصة كعضو سمع يوجد داخل العذق (العقلة الثانية بعد القاعدية في قرن الاستشعار).

إن حجم الصفيحة الحسية Placoid يسمح بإجراء تسجيلات كهروفسيولوجية التي تبين أنه مستقبلات شمية. كما يوجد نوع واحد من شعيرات اللمس الميكانيكية Trichoid الذي يعتقد أن وظيفته شمية. وقد بني هذا الاعتقاد على أساس تركيبي فقط، حيث أن سطح الخلية مغطى بثقوب دقيقة. هذا وقد وجد في القليل من أعضاء الحس المخروطية Basiconic عديد من الثقوب.

الصفائح الحسية
Placoid

تحتل هذه التراكيب مساحة كبيرة من سطح قرن الاستشعار ، حيث يوجد حوالي ٢٧٠٠ صفيحة في شغالة نحل العسل، وينخفض هذا العدد إلى ١٦٠٠ صفيحة في حالة الملكة. ويلاحظ أن سطح السوط في قرن استشعار ذكر نحل العسل يبلغ ضعف نظيره في الشغالة ويحمل ما بين ١٥٠٠٠ و ١٦٠٠٠ صفيحة حسية من هذا النوع (Placoid) (الشكل رقم ١,١١ أ، ب، ج، د) [١٣]. أما في الشغالة فتوجد هذه الخلايا على الثمان عقل البعيدة من الناحية الحرة من السوط (الشكل رقم ١,١) وتتركب كل خلية حسية من مساحة بيضاوية من جليد رقيق يحاط بتجويف ضحل ذو حافة تشبه الحلقة ويظهر بداخلها مجموعة انبعاجات جليدية. وعند استخدام القوة الكبرى للمجهر الإلكتروني تظهر ثقوب دقيقة في الجليد الرقيق بين الانبعاجات السابق ذكرها. ويوجد حوالي ١٢٠-١٥٠ انبعاج من الجليد حول كل حافة ، وبالتالي فإن كل صفيحة حسية تحوي من ٢٤٠٠ إلى ٣٠٠٠ ثقب (الشكل رقم ١,١٠) [١١]. ترقد تفرعات الخلايا المستقبلة حول حافة الصفيحة الثقبية تحت العديد من



الشكل رقم (١,١٠). (أ) صفيحة من الصفائح الحسية (pls) في شغالة تم نزعها لبيان تركيبها الدقيق. تحتوي حافة الصفيحة على ثقوب دقيقة جدا (pr) تمر من خلال جزيئات المواد ذات الرائحة حتى تصل إلى التفرعات الشجيرية للخلايا الشمية. ويلاحظ أن كل صفيحة حسية تتغذى بحوالي ٥ - ٣٥ خلية شمية. ويظهر هنا التفرعات الشجيرية (d) لإثنين فقط.

(ب) جزء من الصفيحة الحسية للملكة يبين الترتيب الشعاعي على الجليد حيث يظهر بينها الثقوب الدقيقة.



الثقوب التي تسمح للجزيئات الشمية بالوصول إلى الأماكن القابلة على التفرعات. ومن المحتمل الا تحدث التغذية العصبية لجميع الصفائح الحسية بنفس عدد الخلايا العصبية. تتغذى كل صفيحة حسية بعدد من الخلايا العصبية يتروح ما بين ٥-٣٥ خلية [١٤]. ففي شغالة نحل العسل تمتد حوالي ٤٨٠٠٠ خلية عصبية من الصفائح الحسية Placoid إلى مراكز قرن الاستشعار الموجودة بمخ الحشرة.

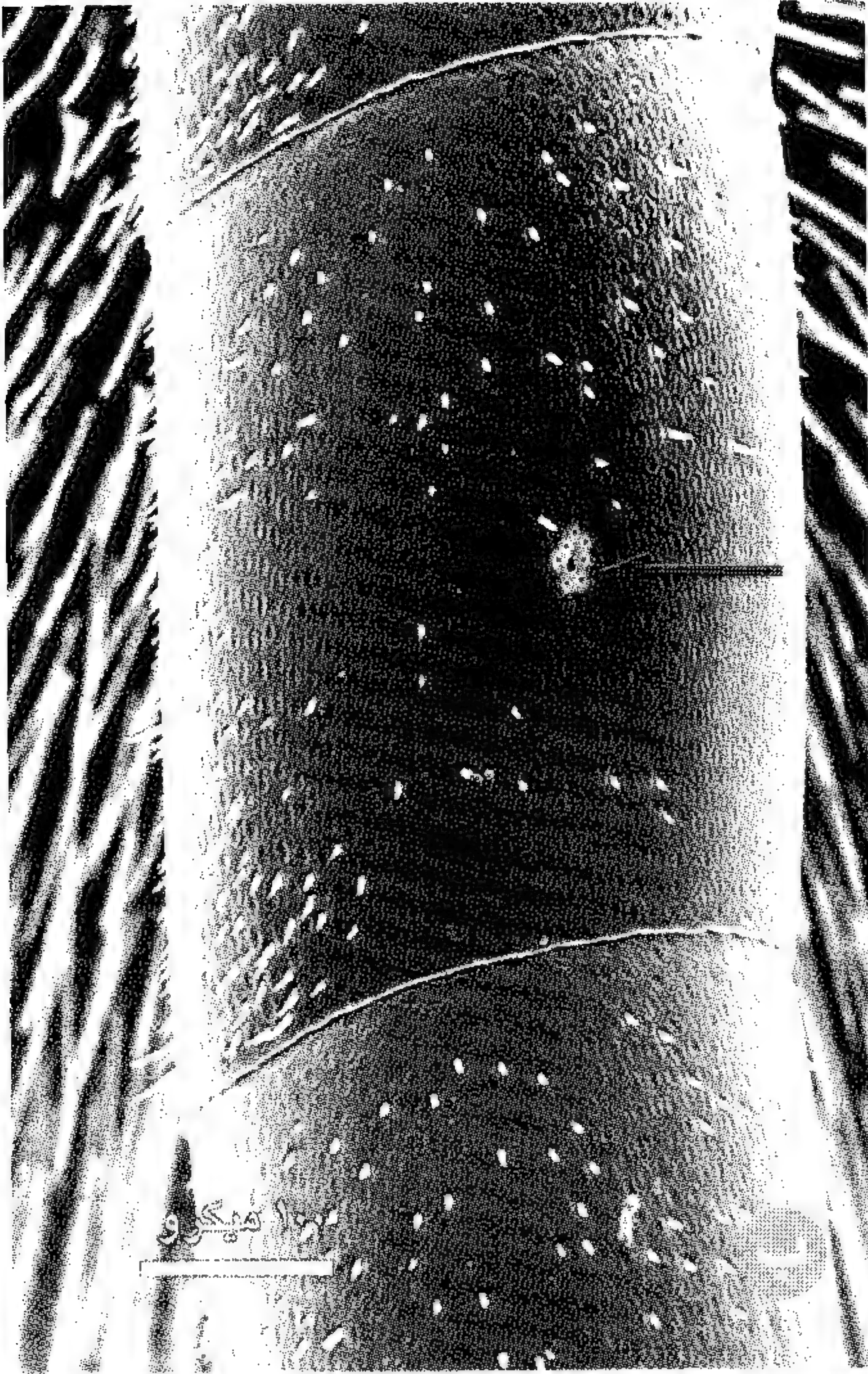
والآن توجد الكثير من المعلومات حول استجابات هذه الصفائح الحسية في النحلة لأنها كبيرة الحجم بدرجة تسمح بدخول الكترود جهاز قياس النشاط الكهربائي. وبهذه الطريقة يمكن تسجيل السيالات العصبية الناشئة في الخلايا المستقبلة بعد التنبيهات الشمية. وقد وجد أن الخلايا الفردية في الصفائح الحسية المختلفة، وخاصة في حالة ذكر نحل العسل، تستجيب لمكونات فرمونات الملكة، وللمكونات المختلفة لفرمونات ناسونوف والدفاعية، ولمدى واسع جداً من روائح مجموعة كبيرة من النباتات

الشكل رقم (١,١١). (أ) قرن الاستشعار الأيمن لذكر نحل العسل يتكون السوط من ١١ عقلة أو حلقة. بينما في الشغالة والملكة يتكون من ١٠ فقط. العقل (١، ٢، ٣... ١١) والعذق (SC) والأصل (p). المساحات الدقيقة البيضاء (المشار إليها بالسهم) تقع في منتصف الحلقات من الخامسة حتى الحادية عشر وهي مجاميع من أوتاد حسية ذات قمم مفلطحة (انظر أيضا الشكلين رقمي ١,١٤ ؛ ١,١٥).

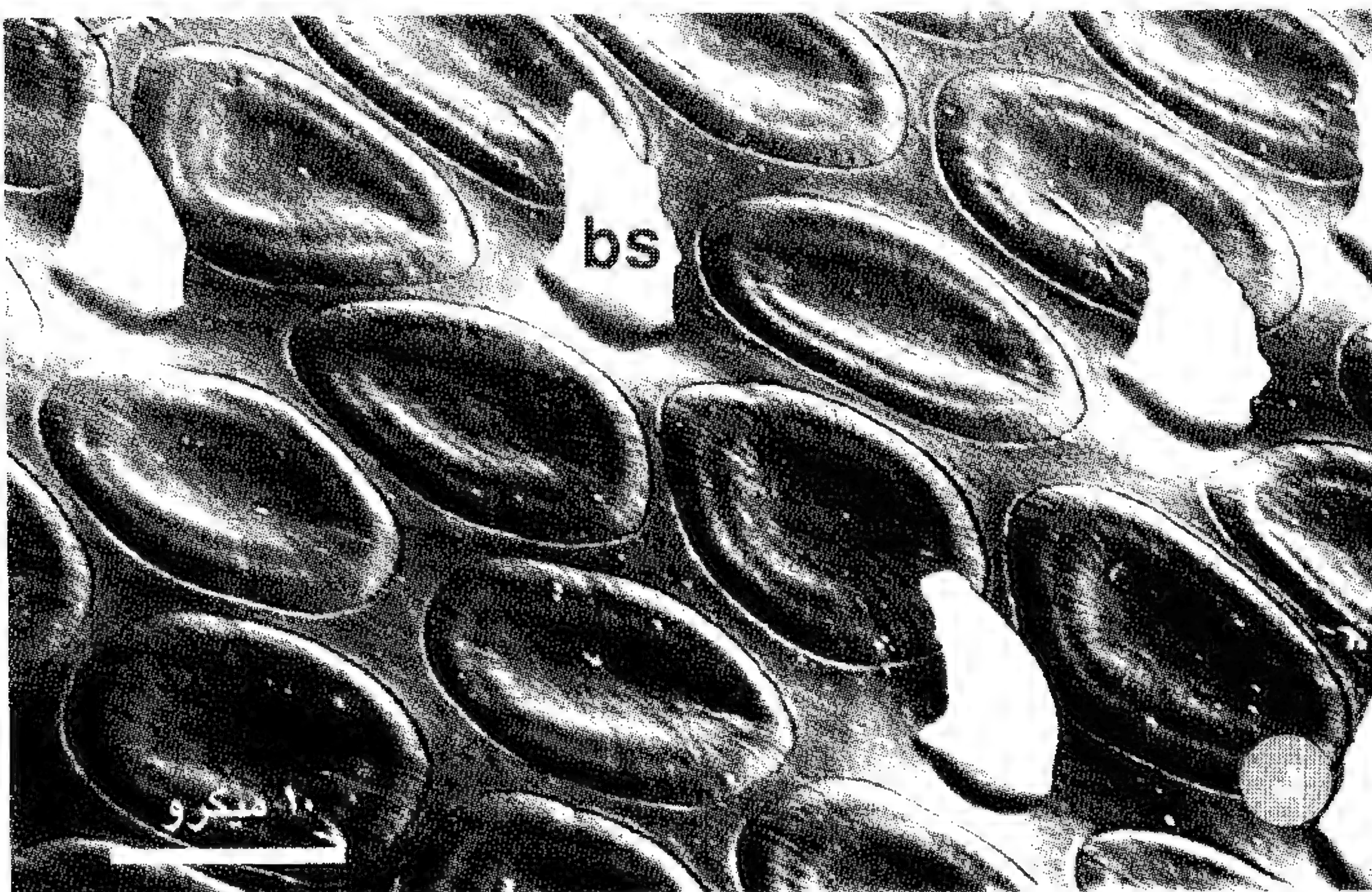
(ب) يغلف قرن استشعار الذكر بصفائح حسية، بينما توجد الأنواع الأخرى من أعضاء الحس بأعداد قليلة يوضح السهم مجموعة أوتاد الخلايا الحسية ذات القمم المفلطحة.

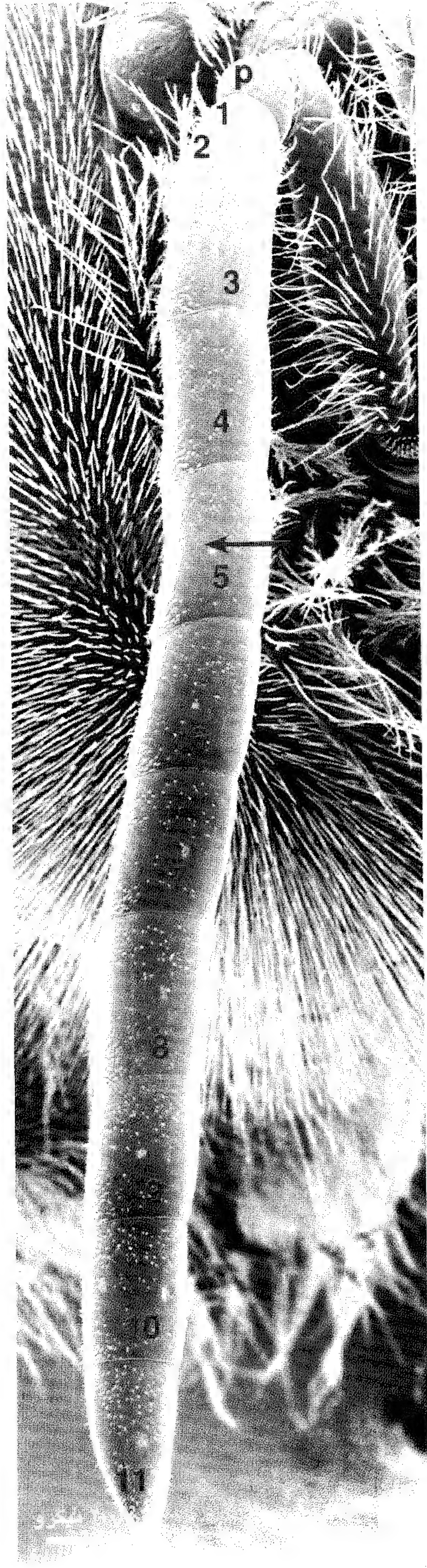
(جـ) الصفائح الحسية (pls) تتجمع قريبا من بعضها في المنطقة الأمامية التي تواجه السوط ، مع عدم وجود خلايا حسية أخرى خلال مقاطع عديدة على كل عقلة من عقل السوط.

(د) يمكن أن توجد أعضاء حس مخروطية بين الصفائح الحسية بالقرب من حواف عقل السوط وعلى طرفه.





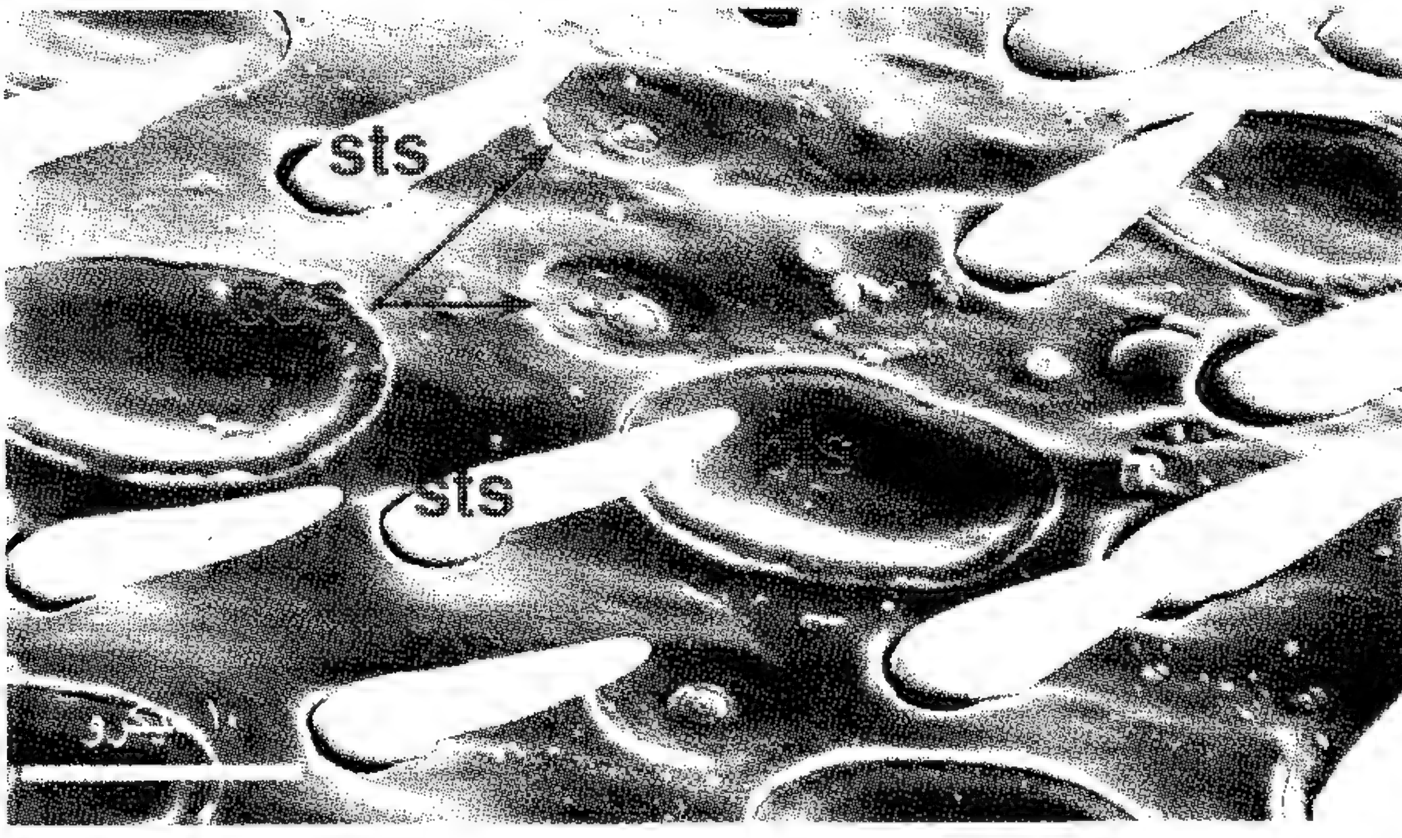




والأزهـار [١٤]،[١٥]،[١٦]. ويلاحظ أنه لا توجد خلايـا مستقبلة تستجيـب لمركب واحـد، ولكن يوجد البعض ذو الاستجابة لمدى ضيق من المركبات، فمثلا تظهر صفيحة حسية استجابة كبيرة لمركب محدد ولكنها أيضـا تظهر بعض درجـات الاستجابة لعـدد قليل من المركبـات الأخرى. فإحـدى مجاميع هـذه الصفائح تستجيب لمكونات غدة ناسونوف مع أنها تكون في قمة استجابتها لمركب جيرانيول، بينما مجموعة أخرى من الصفائـح تصل إلى قمة استجابتهـا لمكونات الفرمون الدفاعـي ولمركـبٍ خـلات الأيزوبنتيـلIsopentyl acetate ، وتكون أقـل استجابة للمركبات المرتبطة. ويظهـر أقل مـدى استجابـة لبعض الصفائـح الحسية Placoid في الذكر التي تستجيب لمركب ٩-هيدروكسي-(هـ)-٢-حمض ديسينويك (E-9)-hydrox ٢(decenoic) (HAD-9)،٩ - أوكسو -(هـ) -٢- حمض ديسينويك (٩-E) (oxo) ٢(decenoic acid)(ODA-9) وهمـا أغلب مكونات فرمون ملكة نحل العسل.

وقـد وجـد أن معظم الخلايـا المستقبلـة للصفائح الحسية المختـبرة تستجيب لعدد مـن المركبات [١٤]. فالخلايا ذات الاستجابة لمدى واسع تعرف بأنها غير متخصصـة (أو عامـة)، وفي نحلة العسل قـد تنبه مثل هـذه الخلايا بالمركبات المتطايـرة الناتجة من أنواع عديدة من النباتـات، ومن الممكن تنبيهها أيضا ببعض المكونات الفرمونيـة. ويختلف مدى استجابة الخلايا بالرغم من حدوث تداخلات في هذه الاستجابة. ويمكن للنحلـة أن تستفيد من مدى واسع مـن العوائل النباتية بالرغم من أنهـا يمكنها الاستفادة مـن القليل فقط من الأعداد الهائلة للمركبات المتطايرة. وهذا العدد القليل الذي تستفيد منه يطلق عليـه اسم البصمة النباتية للنحلة والذي يميز هذه المركبات عـن غيرها في البيئة الغنية بالروائـح. إن وجود عدد هائل مـن الصفائح الحسية بدرجـات استجابة مختلفـة يمكن أن ينتـج عنه نموذج مميـز ومتطور عـبر آلاف الخلايا العصبيـة التي تتجه نحو المركز عندما تشم النحلـة النبات. وهذا النموذج يوضح مـزج مجموعة الروائح التي تشكل بصمة رائحة هذا النبات للنحلة.

إن النمـوذج المعقد الذي ينشأ مـن استخدام أعداد هائلـة من الخلايا المستقبلة تجعـل إمكانية التمييز بين النباتات المختلفة وحتى التمييز بين التغيرات في بصمة الروائـح لمثل هـذه النباتـات تختلف باختـلاف عمر



الشكل رقم (١,١٢) . شعيرات اللمس الميكانيكية الشمية التي على هيئة شكل حرف (S) والموجودة على قرن استشعار شغالة نحل العسل (Sts). هذه الشعيرات تغطي الثقوب الدقيقة. يوجد أيضا أوتاد حسية ذات قمم مفلطحة (CCS)وصفائح حسية (pls).

النبـات، بـل وباختـلاف الوقـت أثنـاء اليوم. ومن التجارب التي أجريـت على نبات دوار الشمس، وجد أنه يمكن للنحـل أثناء طيرانه أن يميز مستخلص زهور هـذا النبـات ويتعـرف على هـذا المستخلـص بتركيز حـوالي ١٠٪، وحتى الاختلافـات البسيطة المرتبطة بالطرز الوراثية لهـذا النبات يمكن للنحلة الزائرة لهذه النباتات أن تفرق بينها [١٧].

وعلى العكـس مما سبـق، فإن الخلايـا العصبية الموجـودة بالصفائـح الحسيـة ذات الاستجابة ضيقة المدى لفرمـون التزاوج في ذكر الحشرات، ومنه ذكر النحل، تتجه إلى الجـزء الخاص الموجود بفص قرن الاستشعار بالمـخ. وفي النحلة، يوجـد بالذكر أربعة تراكيـب كبيبيـة في فصـي قـرن الاستشعاربالمخ ولا يوجد نظـير لهما في الشغالة أو الملكـة. وقد وجد أن تنبيه هذه المنطقة من المخ تعطى إشارات للذكر بوجود فرمون الملكة [١٨].

شعيرات اللمس الميكانيكية Trichoid وأعضاء الحس المخروطية Basiconic

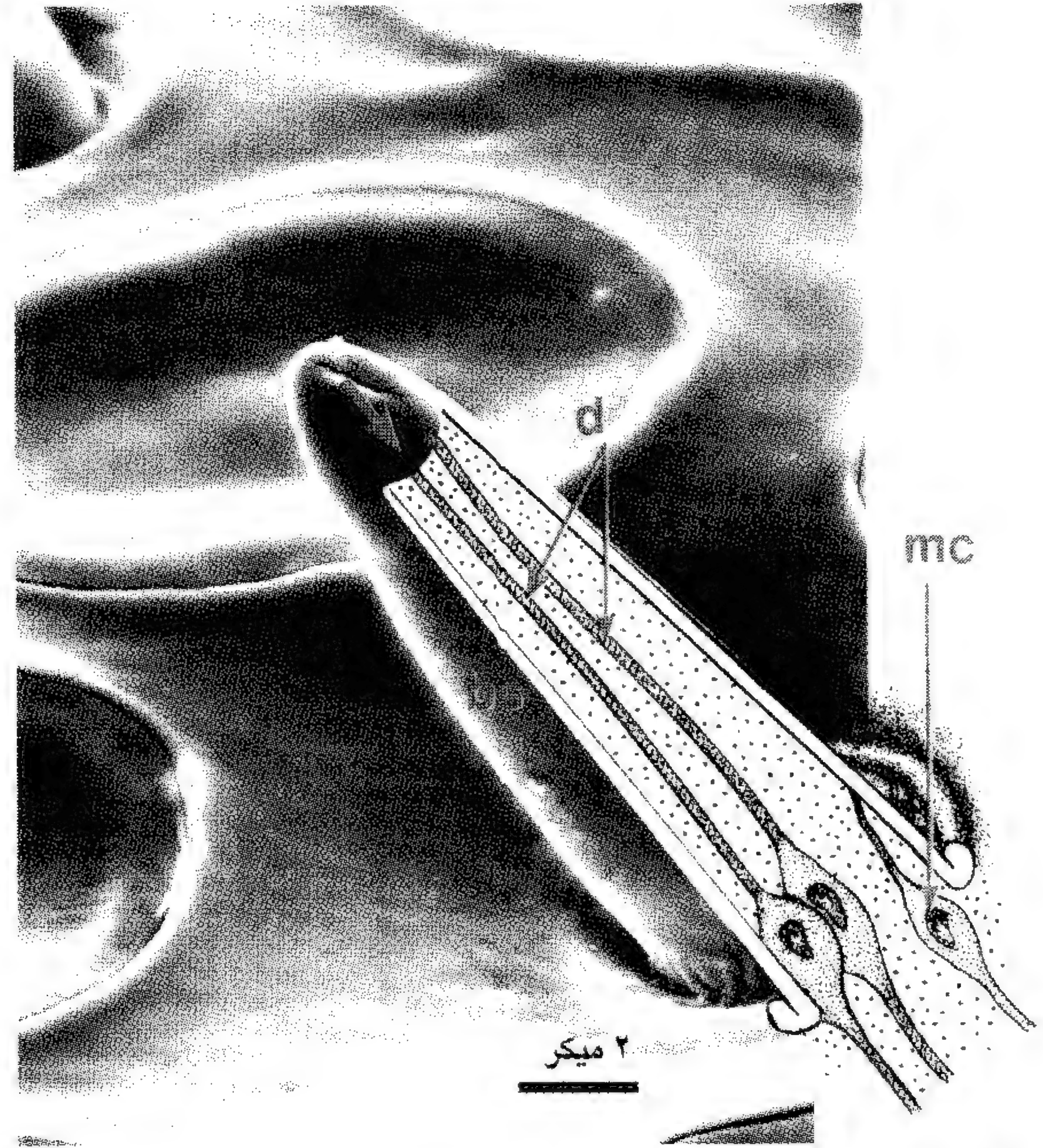
تغطـى كثير من شعيرات اللمـس الميكانيكية بمئات من الثقوب الدقيقة المميـزة للمستقبلات الشمية [١١]. وتقـوم بتأدية وظيفتهـا، ولو أن ذلـك لم يتم تدعيمه بالتسجيلات الكهروفسيولوجية. يوجد حوالي ٢٠٠٠ مـن شعـيرات اللمـس الميكانيكيـة وأعضـاء الحـس المخروطية ذات الجـدر الرقيقة التـي تشبه حرف(S)

منتشرة وخاصة على الثمان عقل الأخيرة من سوط قرن الاستشعار (شكل رقم ١,١٢). يحمل قرن استشعار ذكر نحل العسل ٣٥٠-٤٠٠ من هذه الأعضاء الحسية فقط، وكل خلية حسية تتغذى عصبيا بعدد من الخلايا العصبية يتراوح ما بين ٥- ١٠ خلايا. وقد ظهر في تقارير علمية انه يوجد كثير من الثقوب على بعض أعضاء الحس المخروطية ايضا [١١]. وتكون هذه الأعضاء أكثر عرضا وأدق جدراً، وتتغذى عصبيا بعدد من الخلايا العصبية الذي يتراوح ما بين ١٥-٢٠ خلية، وموزعة توزيعاً أكثر تقيداً: يوجد حوالي ١٥٠ فقط على كل قرن استشعار، ومعظمها تقع على العقل الخارجية للسوط (الشكلين رقمي ١,٨ ؛ ١,٩). ويمكن تخمين فقط الوظيفة الشمية لكل من شعيرات اللمس الميكانيكية وأعضاء الحس المخروطية.

بالإضافة إلى الروائح المرتبطة بالسروح، يجب على النحلة ايضا أن تميز بين كثير من أنواع الفرمونات التي تنظم مجموعة نشاطات الطائفة. كما يجب عليها أن تميز المكونات المعقدة التي تنظم الخلية او رائحة الطائفة وتؤدي إلي تنظيم عش الحضنة، والتعرف علي المهاجمين او النحل السارق. مما تقدم يمكن تخمين أن شعيرات اللمس الميكانيكية والتي على شكل حرف (S) ومن المحتمل أن بعض أعضاء الحس المخروطية يمكن أن تندرج تحت هذا النموذج ذو الخاصية الشمية، ولو أنه لا توجد دلائل مؤكدة لهذا الاقتراح.

رابعاً: التذوق في النحل
Tasting in bees

كما هو الحال بالنسبة للمستقبلات الشمية، يحمل قرن استشعار النحلة مستقبلات للتذوق، فمن الطبيعي لأي حشرة أن يكون لديها مستقبلات التذوق على قرني استشعارها والتي تعرف باسم المستقبلات الكيميائية بالملامسة Contact chemoreceptors، حيث توجد هذه المستقبلات في معظم الحشرات على عدة مواضع من جسم الحشرة. ومن الناحية التركيبية تشبه هذه المستقبلات كثيرا مثيلاتها الخاصة بحاسة الشم، حيث تظهر غالبا على شكل الشعيرات أو أعضاء حس مخروطية. ويتمثل الاختلاف الاساسي بينهما في عدم تغطية مستقبلات التذوق بالثقوب الدقيقة، ولكن توجد فتحة واحدة على قمة الوتد ممتلئة بسائل لزج (الشكل رقم ١,١٣)، وعلى العكس من الشم، حيث تنتقل الجزيئات ذات الرائحة من مصادرها البعيدة عبر الهواء إلى المستقبلات، فإن مصدر التنبيه في التذوق يجب أن يلامس مستقبلات التذوق، وعلي المواد الكيميائية أن تلامس السائل اللزج الذي يملأ الفتحة التي بأعلى المخروط. وعادة ما تغذى ٣-٥ خلايا مستقبلة عضو الحس الخاص بالتذوق عصبيا، وتشكل تفرعاتهم أماكن القبول للجزيئات المنبهه، لتدفع لأعلى بجسم الشعرة أو المخروط. وتشبه عملية التنبيه في هذه الحالة نظيرتها في حالة المستقبلات الشمية، فالجزيئات التي لها طعم الذائبة في السائل اللزج أو المحمولة من خلاله تنتقل إلى أماكن القبول على الغشاء المتفرع. فإذا أمكن للمركب الذي دخل أن يتفاعل مع الأماكن المناسبة على أحد الأغشية الخاصة بالخلية المستقبلة، فإن ذلك يؤدي، كالعادة، إلى فتح البوابات الأيونية وحدوث فقدان الاستقطاب للخلية المستقبلة، ويؤدي هذا بالتالي إلى بداية نشوء السيال



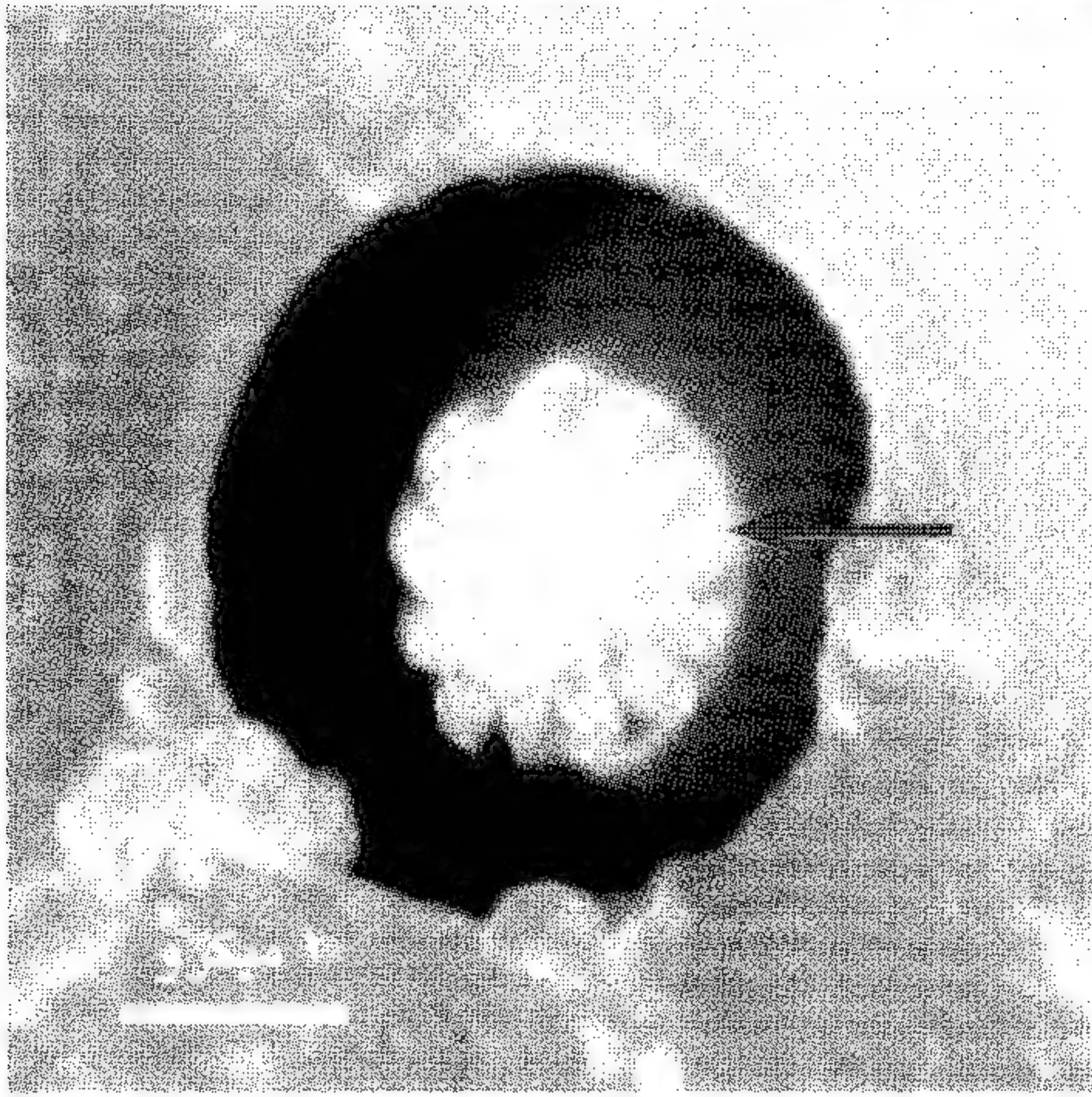
الشكل رقم(١,١٣). المستقبلات الكيميائية بالملامسة أو مستقبلات التذوق حيث توجد فتحات (مشار إليها بالسهم) عند قمة الوتد. تصل التفرعات الشجيرية الحسية (d) أعلى الغلاف تنتهي تحت الفتحة مباشرة. في كثير من الحالات يكون للمستقبلات الكيميائية بالملامسة مثل هذا العضو الحسي المخروطي(bs) خلية مستقبلية ميكانيكية (mc) تنتهي عند قاعدة الغلاف وهذه الخلية تتنبه أيضا إذا تحرك عضو الحس.

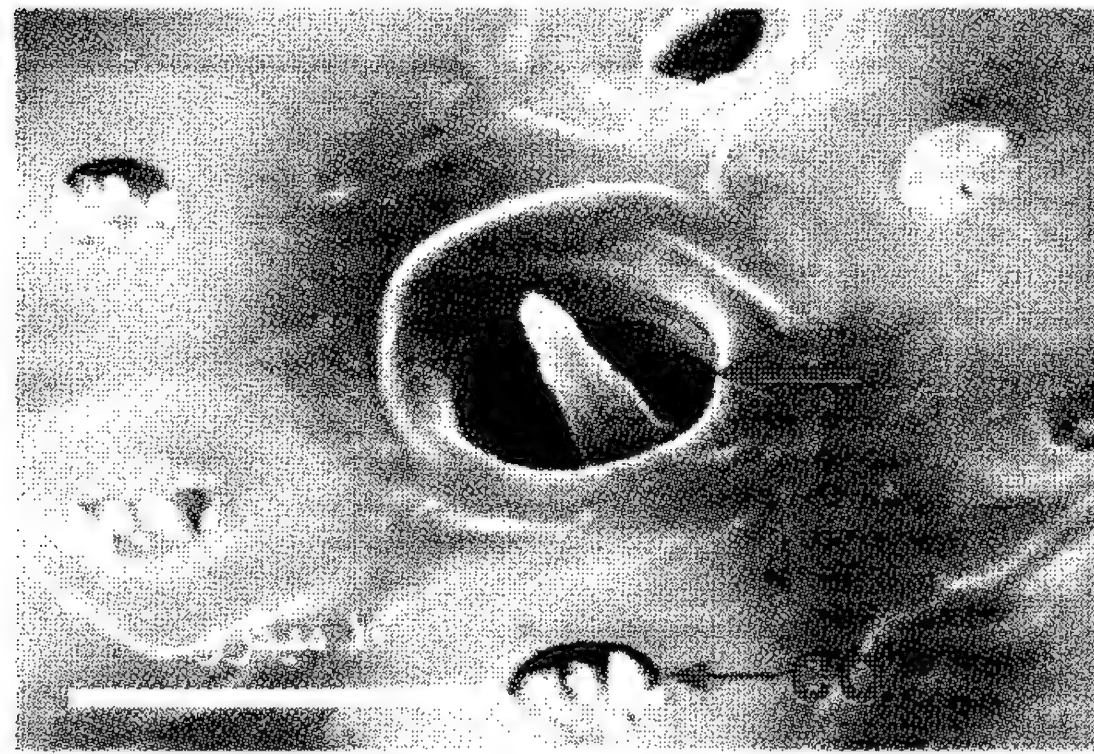
في الخليــة العصبية الخاصــة بمستقبلة التــذوق. هذا وسوف تناقش قابلية النحلة للتذوق تفصيليا في الفصل الخامس من هذا الكتاب، ولكن يجب التذكر أن عملية التـذوق في نحلة العسـل لا تعني عملية تنـاول الطعام فحسب، بل أنها تتضمن ظهور فرمونات أيضا. فبعض الفرمونـات التي تـؤدي إلى تنظيم نشـاط طائفة نحل العسل تعتبر مركبات غير طيارة نسبياً وغالبا ما يحدث لهـا ادمصاص على سطح جسـم النحلة. ويظهر بعض النحـل هذه الفرمونـات التي تعتبر مسئولـة عن تنظيم الطائفـة وتنظيم الحضنة بهـا باستخـدام المستقبلات الكيميائيـة بالملامسة [١٩]. وتستعمـل معظم أعضاء الحس الخاصـة بالتـذوق والموجـودة علـى قرون الاستشعـار لهـذا الغرض عندما تتلمس نحلة النحل الآخـر، بالرغـم مـن أن الخلايـا الحسيـة الخاصة بالتـذوق الموجـودة علـى قـرون الاستشعـار تبدو حساسة لنفس الأنماط الأربعة الخاصة بالتذوق مثل الإنسـان وهـي: الطعـم الحلـو والمالـح والحامض والمر.

أي مستقبلات على قرون الاستشعار تكون حساسة للتذوق؟

من المعروف من خلال تجـارب السلوك أن قرون الاستشعـار تحمل مستقبلات التذوق ولكن من الصعوبة بمكان وبـدون التسجيـلات الكهروفسيولوجية للخلية الحسيـة تحديد أي شعيرات أو مخاريـط تعتبر مسئولة عن هـذا الإحساس. وتقترح الدراسـات التي أجريت بواسطـة المجهر الضوئي العـادي أن شعيرات اللمس الميكانيكية الطويلة الاسطوانية تعـرف أيضا بأشواك اللمـس الميكانيكيـة Chaeticae (الشـكل رقم ١،٨) المشـار إليها بالاختصـار ch) ذات فتحة مفردة على قمـة كل خلية، ومن الممكن أن تـؤدي وظيفة التذوق. هـذه الأعضـاء ذات انتشار واسع علـى العقل الثمان الأخيرة من سوط قـرن الاستشعار. بالإضافة إلى ما سبق فإن لبعض أعضاء الحس المخروطية Basiconic sinsellae (وخاصـة تلـك التـي توجد علـى الحواف الأماميـة أو البعيدة لعقل السوط كمـا في (الشكل رقم ١،٨) المشـار إليها بالاختصار (bs) فتحات على قمة كل مخـروط ذات مواصفـات خاصـة بالمستقبـلات الكيميائيـة بالملامسة. هذه الأعضـاء الحسية محدودة العدد جداً إذا ما قورنت بشعيرات اللمس الميكانيكية. وهنـا فإنه من الصعوبة بمـكان تحديد أي المستقبلات تستجيب بالمنبهات الغذائية وتلك التي تستجيب بملامسة الإفرازات الغدية.



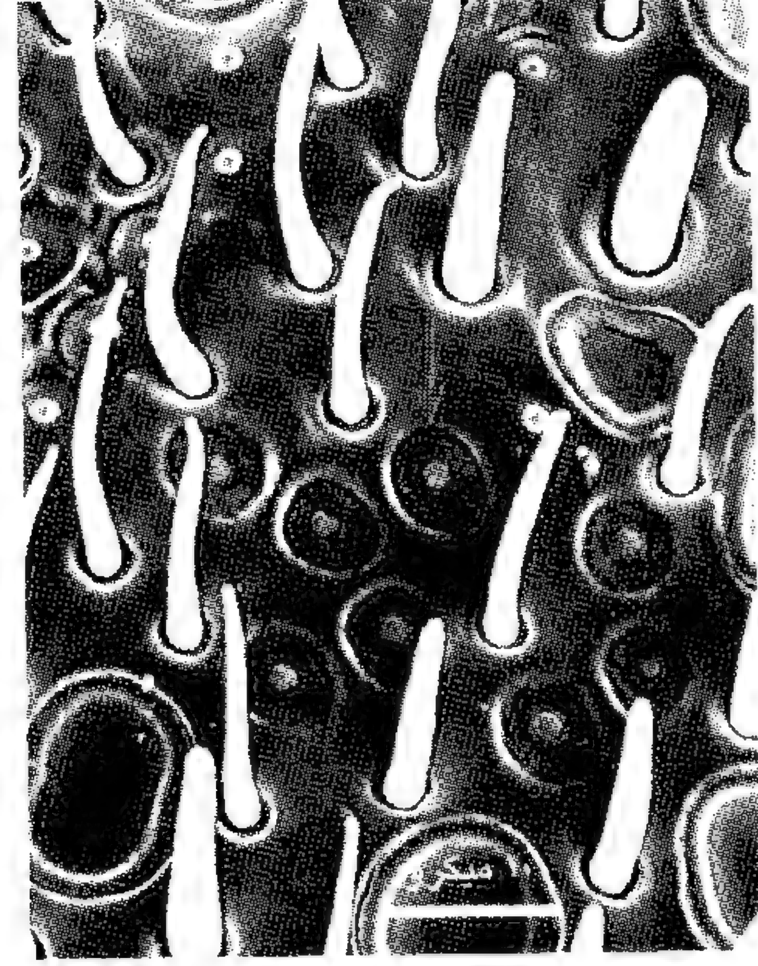




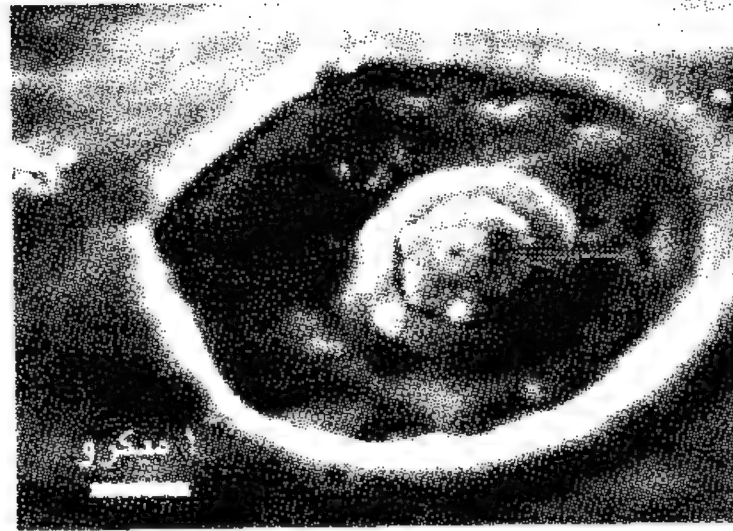
الشكل رقم (١،١٤). (أ) كتلة صغيرة من الأوتاد الحسية الدقيقة داخل نقر (CO) والأوتاد الحسية داخل أنفاق (الأسهم) على طرف قرن استشعارشغالة نحل العسل.

(ب) وتد حس دقيق داخل نقرة على قرن استشعار ذكر نحل العسل ويظهر الوتد (السهم) على أرضية النقرة في الجليد. ويقترح أن تكون هذه المستقبلات هي مستقبلات رطوبة وحرارة.

(جـ) أعضاء حس قليلة تشبه الأوتاد ذات وظيفة غير معروفة حتى الآن وتوجد على كتلة الأوتاد الحسية الدقيقة داخل نقر (CO) على عقل سوط قرن استشعار الذكر.



الشكل رقم (١٥, ١).
(أ) كتلة صغيرة من الأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة (السهم) على طرف قرن استشعارشغالة نحل العسل.
(ب) عضو الحس الوتدي ذات القمة المفلطحة في الجليد، حيث يوجد وتد صغير ذو رأس يشبه جسم عيش الغراب (السهم) الذي يرقد تحت سطح الجليد مباشرة.



تنتهي إحدى الخلايا المستقبلة (التي تغذي عصبيا المخروط المستقبل والخاص بالتذوق) غالباً على قاعدة المخروط حيث يتم تنبيهه، ليس بالمركبات الكيميائية ولكن بحركة جذع المخروط بالنسبة لسطح الجليد (الشكل رقم ١٣, ١). وترتبط مستقبلات التذوق عادة بأجزاء الجسم المعنية باستكشاف أو معالجة الغذاء. وتعطي الخلية المستقبلة الميكانيكية Mechanoreceptive cell الموجودة عند قاعدة المخروط إشارات عند تلامس الأشياء معها وتعطي معلومات عن طبيعة ونمط هذه الأشياء الموجودة حولها.

خامساً: الحساسية للحرارة والرطوبة وثاني أكسيد الكربون

Sensitivity to temperature، humidity and carbon dioxide

يوجد على الحافة البعيدة لكل عقلة من عقل سوط قرن الاستشعار الثمانية الأخيرة للشغالة مجموعة صغيرة من الأوتاد الحسية داخل أنفاقampullaceae، والأوتاد الحسية الدقيقة داخل نقر، Coeloconic والأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة Coelocapitul، وأعدادها الكلية صغيرة حيث تبلغ ٢٤٠ للأوتاد الحسية الدقيقة داخل نقر، وتتراوح ما بين٤٥-٦٠ للأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة، وتتركزهذه الأعداد بدرجة كبيرة على الحلقة الخارجية [٢٠]. تتجمع الخلايا الحسية مع بعضها في كتل وتبدو متشابهة في المظهر (الأشكال رقم٢, ١ ; ١٤, ١؛ ١٥, ١). وتبدو الأوتاد الحسية الدقيقة داخل النقر، على هيئة نقر غير عميقة في الجليد لها وتد محزز وتتغذى عصبيا بواسطة خلايا عصبية حسية. ويمكن رؤية هذه الأوتاد عندما يمكن رؤية الخلايا الحسية من الناحية الظاهرية. ويلاحظ أن للأوتاد الحسية داخل الأنفاق فتحات أكثر ضيقا وتشكل نقرا أكثر عمقا في الجليد، وفي العادة لا يمكن رؤية أوتادها الظاهرية. أما الأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة فإن خلاياها تشكل انخفاضا ضحلا في الجليد وذو فتحة في المنتصف، حيث يرقد فيها وتد صغير برأس تشبه عيش الغراب، ويرقد الوتد تحت سطح الجليد مباشرة وليس له فتحات خارجية [٢٠] (الشكل رقم ١٥, ١).

وجدير بالذكر أن أي خلية حسية تعمل كمستقبلة تكون حساسة لأي تغيرات في درجات الحرارة والرطوبة. وقد أظهرت التسجيلات الكهروفسيولوجية الحديثة لأعضاء الحس من نوع الأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة Coelocapitular وجود ثلاث خلايا مستقبلة [٢٠].

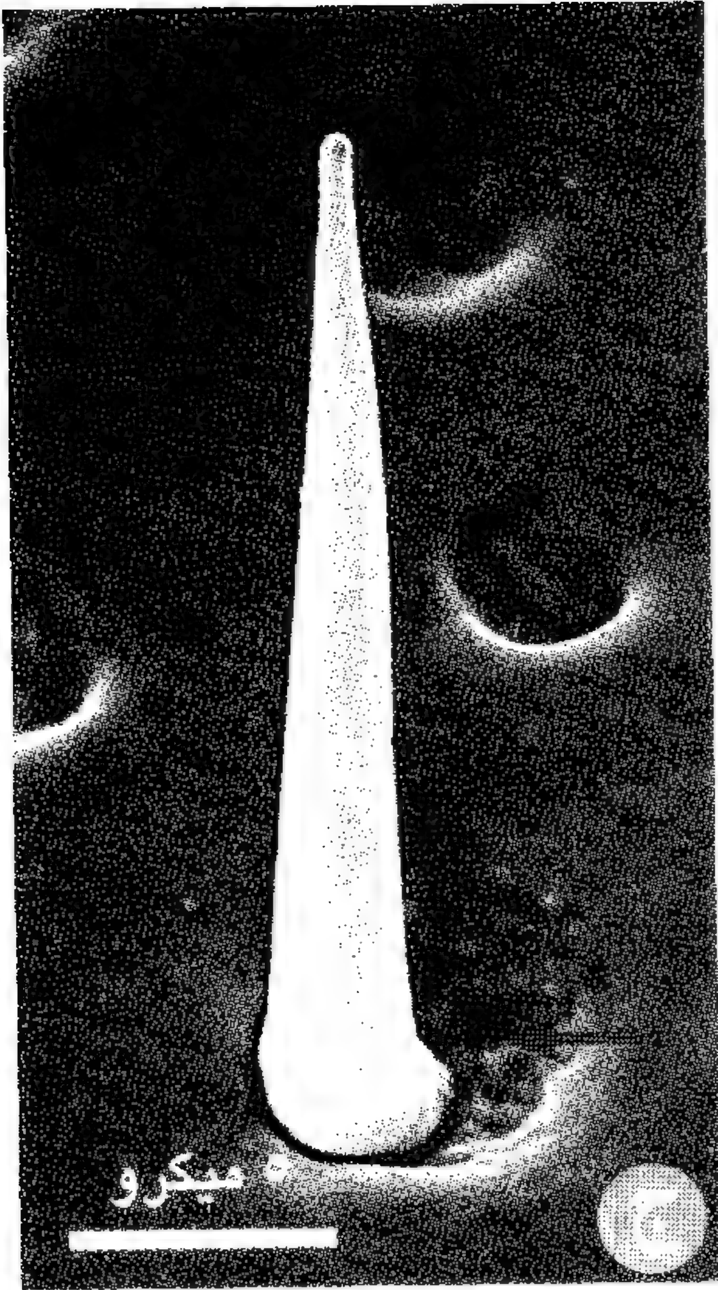
الأولى تستجيب عند زيادة معدل الإثارة لخليتها العصبية نتيجة تعرضها لرطوبة نسبية عالية، والثانية تستجيب للانخفاض في درجة الرطوبة النسبية، أما الثالثة فتستجيب للزيادة في درجة الحرارة، وهذه الخلايا المستقبلة تسمى على التوالي مستقبل الرطوبة، مستقبل الجفاف والمستقبل الحراري. ويلاحظ أن أعضاء الحس التي تماثل في التركيب الأعضاء من نوع الأوتاد الحسية ذات القمة المفلطحة Coelocapitular تستجيب للتغيرات في الرطوبة والحرارة وتحول طاقة التنبيه إلى طاقة كهربية تستخدم في إرسال الإشارات عبر الجهاز العصبي. في بعض أنواع الحشرات تحتوي المستقبلات الشمية على خلية واحدة يمكن تنبيهها بالانخفاض في درجة الحرارة ويطلق عليها الخلية "الباردة" [١٢]. ولم يتم إثبات ذلك في نحل العسل حتى الآن.

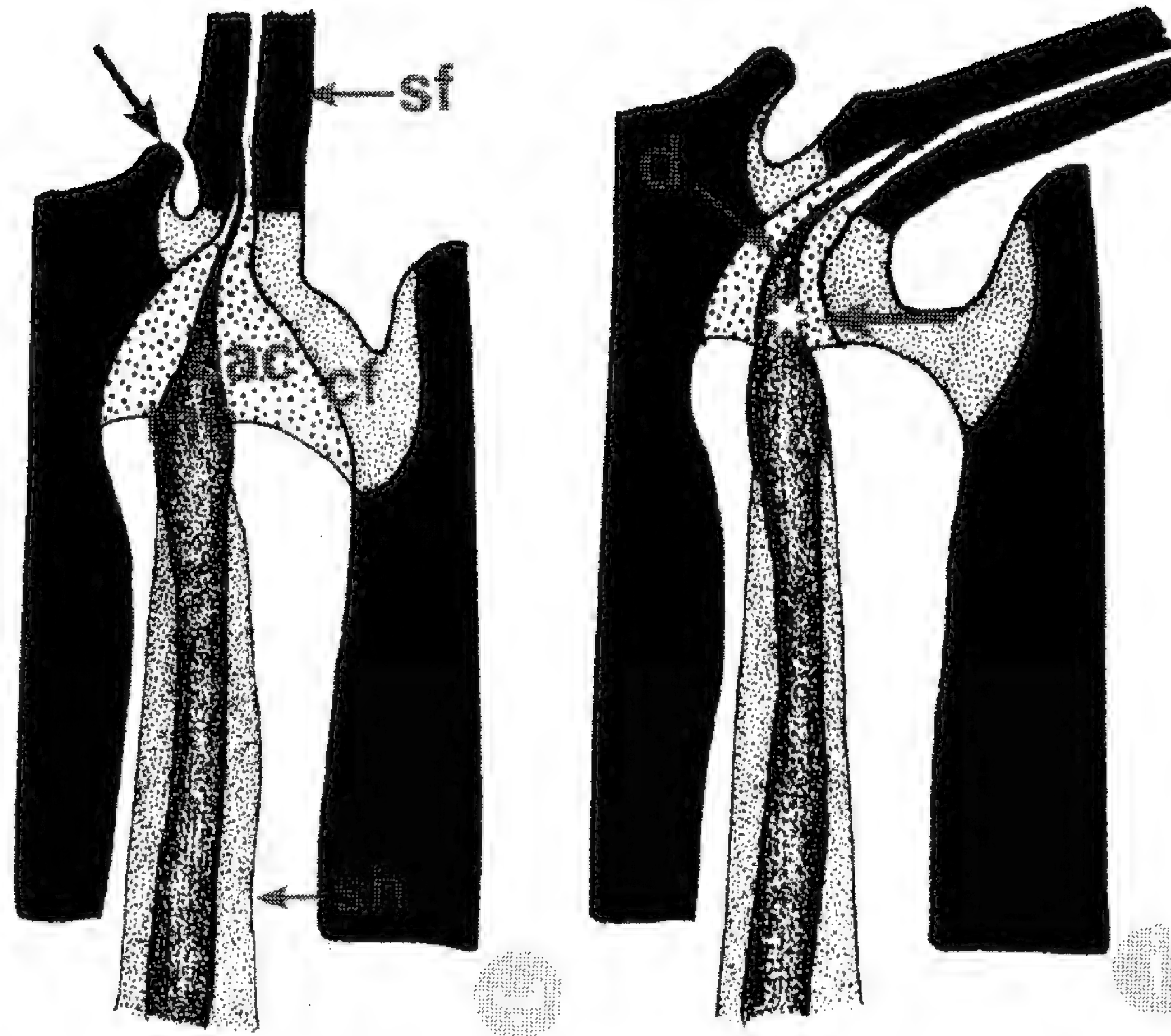
وقد وجد أن النحلة ذات حساسية عالية لأي تغيرات في مستويات ثاني أكسيد الكربون. وفي معظم الحشرات ترتبط مستقبلات ثاني أكسيد الكربون بالجهاز التنفسي، ولكن الدراسات السلوكية تقترح وجود هذه المستقبلات



الشكل رقم (١٦ , ١) . (أ) كما هو الحال عند استخدام الرؤية والسمع والشم والتذوق يستخدم الإنسان أيضا الحس بالملامسة في البيئة، يحتوي الجلد على أنواع مختلفة كثيرة من المستقبلات، كل واحد ينتج نوع متخصص. فالمستقبلات الحساسة للضغط الخفيف تتركز على مساحات من الجلد التي تحتاج إلى الإحساس باللمس مثل انامل الأصابع ، وتلعب دوراً كبيراً في تحديد طبيعة الاشياء التي تلامسها : مثل قشرة التفاحة التي في الصورة، ويمكن لهذا النوع من المستقبلات أن يبين نوعية الأشياء التي يتم ملامستها سريعا. تتنبه الشعرات عندما تميل وتنتج نفس الإحساس. تنتج المستقبلات الأخرى اشارات تستغرق زمناً طويلاً عند ملامسة جسم الشئ وينتج عن ذلك معلومات عن القوة الواقعة على هذا الشئ وفي المثال الموجود بالصورة تمر التفاحة إلى يد الطفل بدون هذا المدى من معلومات الملامسة يصبح من الصعوبة بمكان (إن لم يكن مستحيلا) تسجيل ومعالجة هذه الأشياء الرقيقة. ويلاحظ أن النهايات العصبية الحرة في جلد الإنسان تكون حساسة للكيميائيات التي تتحرر من النسيج التالف وإشارات الألم ، بينما توجد أيضا مستقبلات السخونة والبرودة.

(ب) تحتاج ،نحلة إلى تحديد الأشياء في الخلية المزدحمة لتصبح قادرة على معالجة الأشياء مثل الشمع أو ملامسة الملكة أو تبادل الغذاء. وتغطي أعضاء الحس المسئولة عن ذلك داخل طبقة صلبة في الجليد. يزداد الإحساس بالملامسة من خلال استعمال شعيرات المستقبلات الميكانيكية (الأشواك والأوتاد) إلى حدوث تنبيه ذو معدلات تكيف مختلفة. يمكن لبعض الشعيرات أن تنحني في أي اتجاه وتعطي معلومات للنحلة عن الأشياء التي تلامسها في البيئة. توجد شعيرات أخرى غير متماثلة في نقرها ويمكن أن تميل ولكن في اتجاه واحد فقط لينتج معلومات عن اتجاه تحرك الأشياء المحيطة بالنحلة، هذا المدى من الشعيرات ذوي الصفات المختلفة يمكن أن يقترن بوجود أعضاء الحس ذات القبوة في الجليد ، وهذه المستقبلات يمكن أن تبين مدى الضغط على الجليد (انظر الفصل السابع) وينتج عن ذلك مدى من المعلومات مثل تلك التي تنتج عن المستقبلات الموجودة على جلد الإنسان. ولا توجد هذه الشعيرات على قرون الإستشعار فحسب، بل تغطي مسطح الجسم أيضا... إلخ وهنا توجد نحلتان في توجيه تقابلي وذلك عن طريق الإحساس بالملامسة الموجودة على قرون الإستشعار وذلك بهدف تبادل الغذاء بعد عودة إحداهما من السروح.

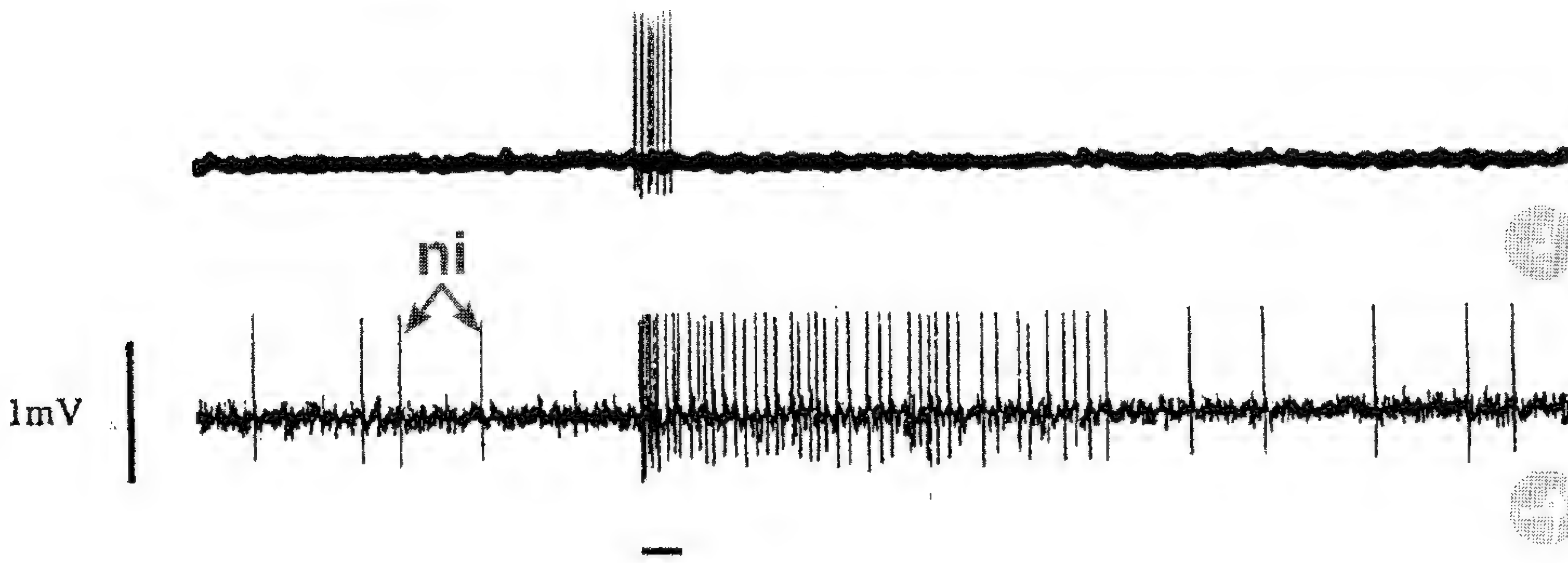




الشكل رقم (١,١٧) (أ) عضو حس ميكانيكي (أو شعرة) من الصفيحة الشعرية الموجودة عند قاعدة قرن استشعار شغالة نحل العسل. يلاحظ أن الغلاف يرقد بشكل غير متماثل في نقرة قرن الاستشعار (السهم).

(ب) شكل تخطيطي يبين قطاع في قاعدة الغلاف والنقرة ويوضح كيف يوجد الغلاف (sf) بصورة غير متماثلة في الجليد (cf) للنقرة. ويمكن حدوث ميل للغلاف فقط عند انحناء محدد حيث يتجه غلاف الخلية المستقبلة الميكانيكية بقاعدة الغلاف بواسطة غشاء (sh). لاحظ وجود الخلية الغطائية (Cac).

(جـ) عندما يميل الغلاف في الاتجاه المفضل ، يضغط الجليد على الخلية الغطائية (السهم) والذي بدوره يضغط على منطقة النهاية الخاصة بالخلية الحسية (star). ويلاحظ أن اختلاف شكل المنطقة يسبب فتح البوابات الأيونية للتفرعات الشجيرية (d) للخلية ويؤدي ذلك في النهاية إلى حدوث التنبيه. (عن تورم ٢٣ Thurm).



الشكل رقم (١,١٨). معدلات تكيف الخلايا الحسية في نوعين مختلفين من شعيرات المستقبلات الميكانيكية.

(أ) خلية حسية لشعرة بخلية مرنة مثارة، بينما الشعرة مثنية ولكنها تتكيف سريعا ، وبالتالي تتوقف عملية الإثارة عندما لا تتحرك الشعرة طويلا، وحتى لو تحركت وهي مثنية فتكون هذه هي الاستجابة المظهرية Phasic response.

(ب)خلية حسية لشوكة قوية وجامدة مثل تلك التي توجد في الصفائح الشعيرية حيث يكون لها معدل تكييف أقل كثيرا وتثار طول الوقت أثناء ثني الشعرة. هذه هي الاستجابة المظهرية التوترية Phasotonic response. يدل الخط الأفقي القصير على حركة الشعيرات أثناء الانثناء أما الخط الطويل فيدل على الفترة التي خلالها تظل الشعيرات منثنية. لاحظ السيالات العصبية الفردية في محور الخلية (ni).

أيضا على قرني استشعار النحلة ، وأن أعضاء الحس من نوع الأوتاد الحسية الدقيقة داخل النقر Coeloconic تقوم بهذا الدور [٢٠] (الشكل رقم ١,١٤ ب). وتوجد بعض نتائج الدراسات الكهروفسيولوجية التي تدعم حساسيتها لثاني أكسيد الكربون [٢١].

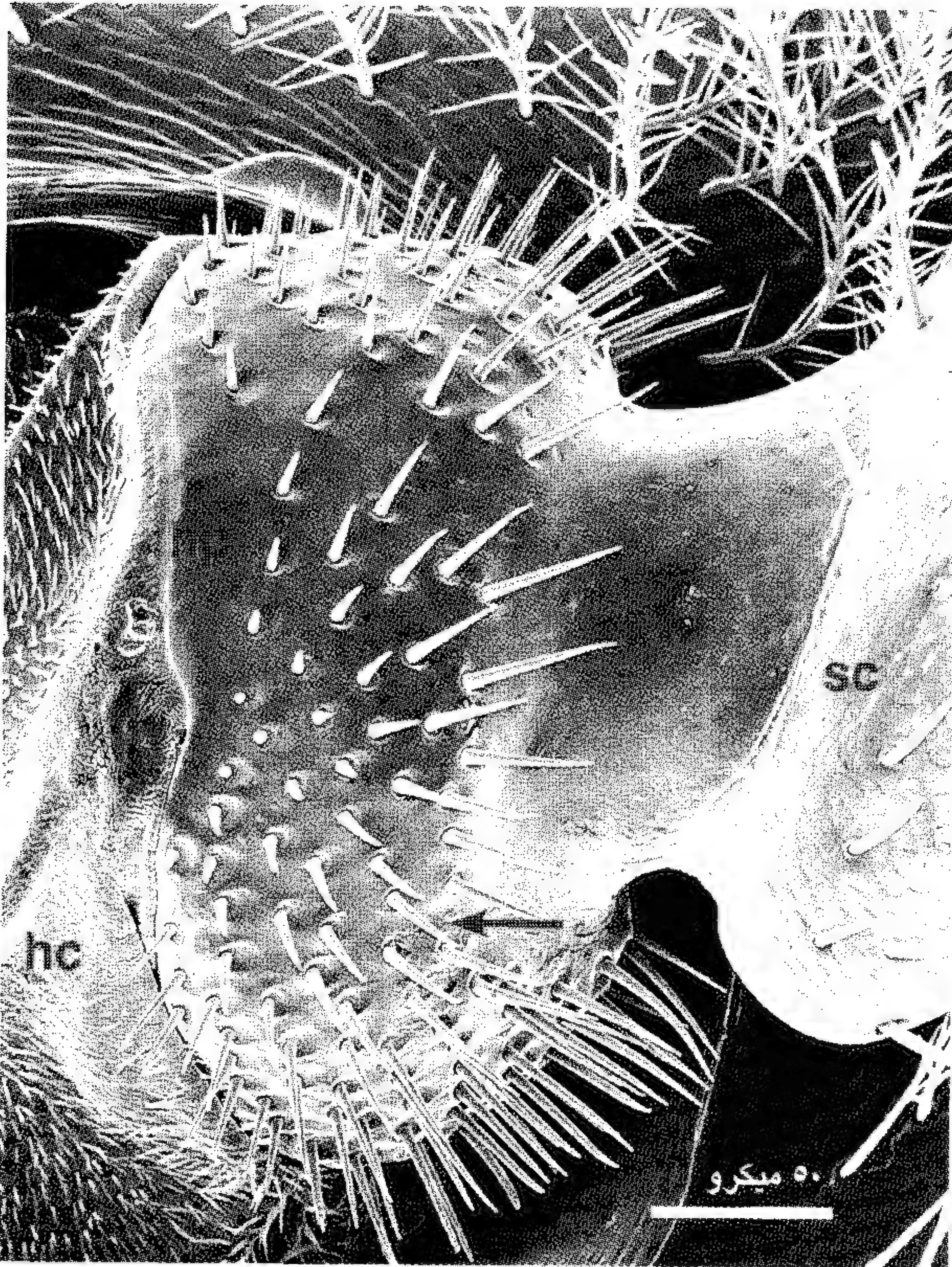
سادساً: حاسة اللمس على قرن الاستشعار
The tactile sense of the antenna

يمكن تعريف قرني الاستشعار بأنهما زائدتان متحركتان تستعملان في التلامس ومعاينة ما حول النحلة ، سواء داخل الخلية أو على النبات. تبحث النحلة عن الأشياء في مدى معين بواسطة قرني استشعارها

عن طريق عملية اللمس، فوجود منبه شمي أو حتى الماء ينتج عنه حركات بحث بكلا قرني الاستشعار تجاه المصدر [٢٢]. عندما نلمس جسم معين بأصابعنا فإن كثير من المستقبلات التي ترقد تحت جلدنا المرن والمتين تعطي معلومات عن قوة اللمس والمكان الذي تم لمسه والاتجاه الذي تحركت فيه أصابعنا (الشكل رقم ١,١٦ أ). ونعرف أيضا أنه يتم ذلك بفضل المستقبلات في عضلاتنا وحول الروابط العضلية حيث توجد أصابعنا بالنسبة لباقي أجزاء جسمنا. وتحتاج الملكة إلى هذا النوع من المعلومات أيضا، ولكن سطح جسمها مغطى بجليد جامد وقاسي، وبالتالي فإنها تستقبل الإحساس باللمس من شعيرات أو شوكات خاصة مطوعة لهذا الغرض وناتئة من الجليد، ليس على سطح قرن الاستشعار فحسب ولكن على سطح جسم الحشرة عموما (الشكل رقم ١,١٦ ب). وتسمى مستقبلات اللمس هذه باسم المستقبلات الميكانيكية Mechanoreceptors، و تتكون كل واحدة من تشكيل جليدي مجوف يقع في حلقة غشائية ضيقة تسمح لزائدة عضو الحس بالانحناء والحركة بالنسبة لسطح الجسم. وعند قاعدة الزائدة توجد خلية مستقبلة متخصصة ذات نهاية حساسة لأي تعديل في الشكل [٢٣]، [٢٤].

إن انحناء الزائدة يعدل من شكل النهاية البعيدة للخلية مسبباً فتح البوابات الأيونية في غشائها، وتتم العملية بنفس الطريقة التي تحدث في حالة المستقبلات الكيميائية حيث يقود تدفق الأيونات إلى فقدان استقطاب الخلية الحسية، والتي بالتالي تقود إلى نشأة السيالات العصبية التي تتضخم في الخلايا العصبية المعنية. وغالباً ما يرقد عضو الحس على الجليد بطريقة ما بحيث يمكنه أن يميل وينحني هذا العضو على هيئة قوس محدود (الشكل رقم ١,١٧ أ، ب، ج). وإذا أمكن لبعض الشعيرات على قرون الاستشعار ان تنحني نتيجة الضغط الواقع عليها في اتجاه الانحناء، فإن الحشرة يمكن أن تستخلص معلومات عن اتجاه حركة قرون استشعارها بالنسبة للجسم الذي تجسه.

يحتوي جلد الإنسان على أنواع من المستقبلات التي تسمح لنا بالتمييز بين أنواع من الأحاسيس باللمس التي تتراوح ما بين اللمس الخفيف إلى الضغوط المتحملة. وتجدر الإشارة إلى أن التحورات في الشعيرات وفي صفات الخلايا المستقبلة في هذه الشعيرات تسمح للحشرة بإظهار هذا التمييز بين أنواع الأحاسيس اللمسية. وتختلف درجة صلابة التحورات الجليدية من شعيرات طويلة ومرنة إلى أشواك قصيرة وقاسية، كما تظهر الخلايا معدلات مختلفة من التكيف والتأقلم على المنبه. فالبعض يوجد عادة على هيئة شعيرات أكثر مرونة وتتأقلم سريعاً وبالتالي فهي تستجيب عندما تكون الشعرة منحنية أو مائلة في اتجاه معين (الشكل رقم ١,١٨ أ). وتتوقف الاستجابة عند توقف حركة الشعرة حتى ولو ظلت هذه الشعرة في وضع الانحناء. وتستجيب هذه الخلايا لسرعة المنبه ويمكن بذلك تسجيل الإشارة الناتجة عن اللمس الخفيف. ويمكن تسجيل الإشارة الخاصة باتجاه الحركة للمنبه اللمسي على سطح الجليد. وتظهر بعض

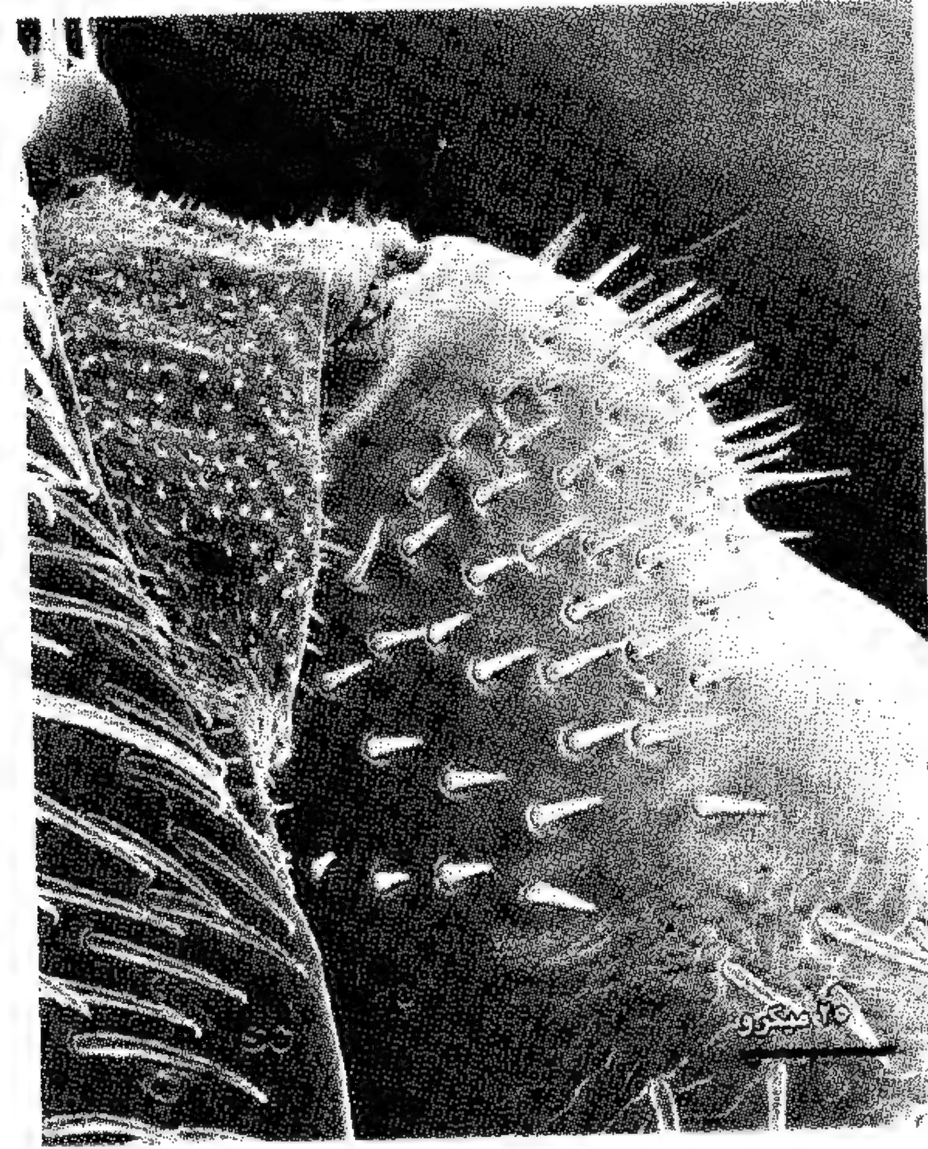


الشكل رقم (١,١٩). يوجد حلقة كروية كرة وقاعدة على هيئة نقرة يرتبطان بين علبة الرأس (hc) وعقلة الأصل لقرن الاستشعار تسمح بالحركة الدائرية لكل قرن استشعار. يخرج من الأصل الذي يشبه الكرة حلقة. من شعيرات مستقبلة ميكانيكية متينة مكونة الصفيحة الشعيرية (hp). تسبب حركة قرن الاستشعار في الاتجاه المعين انحراف الأشواك حيث يكونوا لأعلى ضد وضع علبة الرأس. لاحظ أن الأشواك توجد في وضع غير مماثل في قواعدهم ويمكن لهم أن يكونوا في الاتجاه المائل المطلوب. لاحظ أيضا أعضاء الحس ذات القبوة (المشار إليها بالسهم).

الخلايا الأخرى (في الشعيرات السميكة والأشواك) معدلات أبطأ للتكيف وتستجيب طوال الوقت الذي تكون فيه الشعرة في وضع الانحناء، و تستجيب هذه الخلايا الحسية للضغط (الشكل رقم ١,١٨ ب). وتوجد مثل هذه الأشواك على حواف المساحات الحلقية من جسم الحشرة. وحيث أن خلاياها العصبية تكون مشحونة كهربيا طوال الوقت طالما هي في حالة تنبيه، فإن الحشرة تحصل على معلومات عن الوضع المكاني للحلقات المجاورة، ويمكن زيادة المعلومات بوجود الأشواك في أماكن مختلفة وبزوايا مختلفة حول الأربطة. وتتجمع أعداد من مستقبلات اللمس مع بعضها وفي أماكن محددة على الجسم لتكون صفائح شعرية (الشكلين رقمي ١,١٩؛ ١,٢٠).

أين توجد الخلايا الحسية الخاصة باللمس على قرن الاستشعار ؟

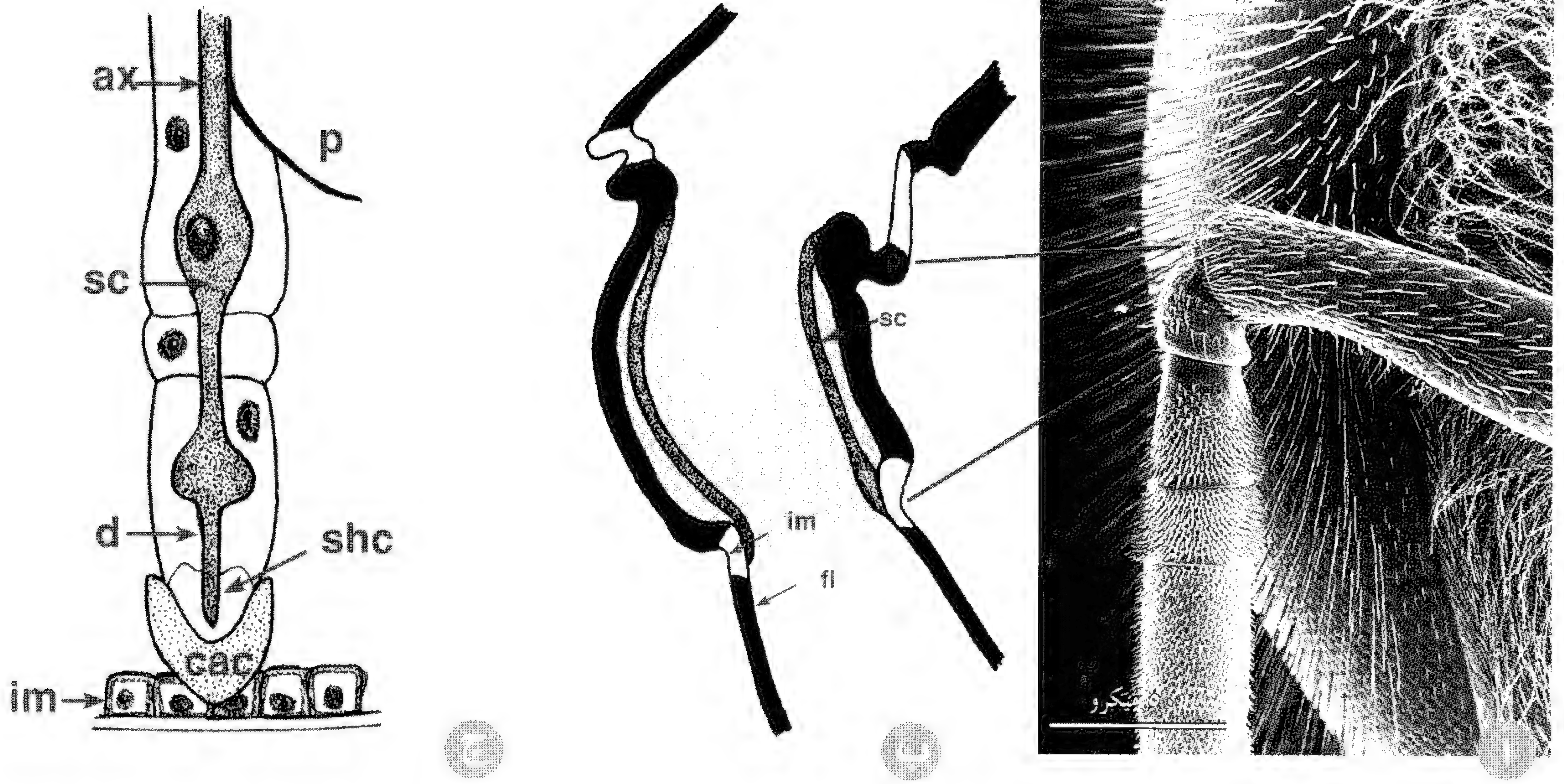
يطلق على الإمتدادات الجليدية التي تشكل الشعرات والأشواك اسم شعيرات اللمس الميكانيكية Trichoid وكما اتضح من المعلومات السابقة فإنه من الصعوبة بمكان التفريق بينها من الناحية الظاهرية أو تحديد وظائف كل نوع على وجه الدقه. ويعتقد أن الشعرات



الشكل رقم (١,٢٠). الصفيحة الشعيرية الظهرية (المشار إليها بالسهم) عند رباط التمفصل بين العذق (p) والأصل (sc). تسمح هذا الرباط العذق والسوط معا أن يتحركا لأعلى ولأسفل بالنسبة للأصل. توجد صفيحتان شعيريتان أصغر حجما يقعا على كل جانب من جانبي العذق من الناحية البطنية الجانبية. كما تقع الأشواك الصغيرة بدون تماثل في قواعدها. تسبب حركة العذق والسوط ثني الأشواك حيث يكونوا لأعلى ضد الأصل.

الأسطوانية والمرنة الموجودة على عقل سوط قرن الاستشعار (خاصة التي تتركز على السطح البطني من ناحية الطرف الحر للقرن) هي مستقبلات خاصة باللمس. هذا بالإضافة إلى وجود الشعرات الطويلة والقاسية التي تتركز أيضا ناحية الطرف الحر لقرن الاستشعار حيث تعتبر هذه المساحة هامة للاستكشاف وأخذ العينات للدراسة (الشكل رقم ١,٩). وهذه المساحة هي التي تأتي في المقدمة عند حدوث التلامس مع عش الحضنة ومع سطح القرص الشمعي ومع النبات. وحديثا وجد أن سطح بتلات الزهرة الجميل له تصنيف خاص حيث يمكن للنحلة أن تميز بين النماذج المختلفة على أنواع النباتات المتباينة باستعمال طرفي قرني الاستشعار [٢٥].

إن نموذج الشكل الجميل لبتلات الزهرة يوجه النحلة دائما إلى هذه الزهرة، و يعتقد أن ذلك يدعم وجود رحيق بها يمكن للنحلة أن تحصل عليه. ويبدو أن حجم وكثافة بعض الشعيرات الحسية القاسية الموجودة على الطرف الحر لقرن الاستشعار تعتبر مواصفات مناسبة لأداء هذه الوظيفة. وتستمد المعلومات عن وضع قرون الاستشعار من الصفائح الشعرية hair plates وعضو جونسون Johnston's organ. ويتم التحكم في حركات قرون الاستشعار المعقدة بواسطة أربع عضلات في الرأس تحرك عقلة الأصل للقرن، كما توجد عضلتان في عقلة الأصل مسئولة عن تحرك كل من عقلة العذق وعقل السوط معا [٢٢]، [٢٦]. تتجمع مجاميع من الأشواك التابعة للمستقبلات الميكانيكية في صفائح شعرية التي تترتب بطريقة مناسبة تبعا لنوع الرباط. تنغمس عقلة الأصل بطريقة ما لتسمح بالحركة الدورانية لقرن الاستشعار اما قاعدة الأصل التي تشبه الكرة فإنها تبدو على هيئة حلقة من الشعرات قادرة على الانحراف في أي اتجاه (الشكل رقم ١,١٩). تنتشر على هذه الشعرات اعضاء الحس ذات القبوة Campaniform sinsella، وهي مستقبلات حساسة للاجهادات وتوجد بالجليد وتساهم أيضا في الإشارة لوضع حركة قرن الاستشعار. وقد نوقش تركيبها ووظيفتها بالتفصيل بالنسبة لحركة الاجنحة. يوجد رباط مفصلي بين عقلتي الأصل و العذق يسمح بحركات من أعلى لاسفل فقط عند هذه النقطة، وهنا توجد صفيحة شعرية على



الشكل رقم (٢١ , ١). (أ) عضو جونسون يوجد في عقلة العذق بقرن الاستشعار.
(ب)يتكون العضو من العديد من الخلايا الحسية (sc) المتصلة من إحدى نهايتها بالجدار القريب من العزق ومن النهاية الأخرى بالغشاء البين حلقي (im) بين العذق والسوط (fl).تترتب الخلايا الحسية في شكل اسطواني حول العذق من الداخل وتتنبه بحركة السوط بالنسـ ـة للعذق.
(ج) خلية حسية منفردة (sc) لها تفرعات عصبية شعيرية (d) تمتد إلى داخل خلية مغلفة وتقع الأخيرة في خلية قمية (cac) تنغمس الخلية القمية في الغشاء بين الحلقي (im). يعتقد أن حركة السوط بالنسبة للعذق (أ) تسبب ضغطا ميكانيكيا في غشاء التفرعات الشجيرية وتؤدي إلى فقدان استقطاب الخلية وبداية نشوء السيالات العصبية في محور الخلية (ax).

الجزء الظهري للعزق (الشكل رقم ٢٠ , ١). كما توجد صفيحتان منفصلتان على الحافتين الوسطى والجانبية من الناحية البطنية للعذق. وتعتبر المعلومات الواردة من الصفائح الشعرية ضرورية للحركة التنسيقية لقرون الاستشعار، فإذا ما تم إتلافها لا تحدث مثل هذه الحركات. وحيث أن المستقبلات الموجودة في أشواك الصفيحة الشعرية من النوع بطيء التكيف، فإنها سوف تستجيب كل الوقت أثناء حدوث أي تعديلات، وتحصل الحشرة على معلومات ليس عن حركات قرون الاستشعار فحسب، بل عن الوضع الثابت لأحد الأربطة بالنسبة للآخر أيضا. وبالرغم من أن هذه المستقبلات يمكن أن تنبه بالحركات النشطة لقرون الاستشعار، إلا إنها يمكن أن تنبه أيضا بالحركات غير الفعالة التي تنشأ عن طريق تيارات الهواء خلال الطيران، حيث ينحرف العذق والسوط خلال الطيران، وتساعد المعلومات التي تصل من الصفائح الشعرية وعضو جونسون النحلة على تقدير وتنظيم سرعة طيرانها.

سابعاً: كيف يعمل قرن الاستشعار كأذن؟
How does the antenna act as an ear?

لسنوات طويلة، كان يعتقد أن النحل أصم للذبذبات الهوائية. ويمكن لبعض أنواع الحشرات، مثل الصراصير والنطاطات، أن تسمع سقسقة الأفراد الأخرى من نفس النوع من مسافة محددة، ولكن يبدو أن النحل غير مجهز بعضو الحس المناسب. وعلى كل حال يظهر للنحل نموذج آخر من عضو السمع مختلف عن ذلك الذي يوجد على النطاطات أو في الإنسان إن انتقال الموجات الصوتية له مكونين حركتين هما الضغط والجسيمات الدقيقة، فالأغشية الطبلية للآذان في كل من النطاطات والإنسان تكون حساسة للتغيرات في الضغط الناتجة عن الموجات الصوتية. أما حركة الغشاء الطبلي الناتجة عن هذه التغيرات في الضغط فإنها تثير الخلايا الحسية للجهاز السمعي. وحديثا تم

اكتشاف أن النحل قادر على تحديد الأصوات التي يحدثها النحل الراقص باستعمال المستقبل الحساس الخاص بالمكون الحركي للجسيمات الدقيقة (كأحد مكوني الموجات الصوتية). مثل هذا المستقبل يجب أن يشبه الشعرة أو القضيب من حيث الشكل وقادر على أن ينحني أو ينحرف عند حركة الجسيمات الدقيقة، ويكون سوط قرن الاستشعار قادراً على الانحراف بهذه الطريقة، أما المسئول عن ذبذبات سوط قرن الاستشعار الناتجة عن الصوت فهو عضو جونسون (الشكل رقم ١,٢١) الذي يبدو على هيئة عضو حسي كبير يقع في العذق. وقد سمي بهذا الاسم نسبة إلى العالم الذي وصفه لأول مرة وعلى عكس المئات من الخلايا الحسية الأخرى على قرن الاستشعار، لا يبدو عضو جونسون ظاهراً على السطح الخارجي للقرن، ويتكون هذا العضو من كثير من الخلايا الحسية الفردية التي ترتبط من أحد نهاياتها بالجدار القريب لعقلة العذق وتنغمس من نهاياتها الأخرى بالغشاء البين حلقي لعقلة السوط الأولى (الشكل رقم ١,٢١ أ،ب). ويلاحظ أن الخلايا الحسية لعضو جونسون قادرة على إظهار تذبذبات السوط بالنسبة للعزق لوجود رباط بين العذق والصوت. وتترتب الخلايا الحسية حيث تشكل اسطوانة مجوفة داخل العذق مع انغماس في شكل دائرة كاملة عند قاعدة السوط. وهذا يعني أن الحركات الخاصة بالسوط في أي اتجاه بالنسبة للعذق تكون مؤثرة كمنبه. ويتركب كل عضو حس من ثلاث خلايا مرتبة في صف. ويوجد تحت نقطة الالتحام عند الغشاء البين حلقي للسوط خلية تشبه القلنسوة التي ترتبط مع الغشاء وفي هذا الاتجاه، يوجد غلاف خلوي صغير ودائري يتصل مع النهاية المتفرعة للخلية الحسية. أما جسم الخلية الحسية Scolopale cell فإنه يرقد قريبا من قاعدة العذق، بينما تتمدد زوائده وتفرعاته لتتصل إلى معظم عقلة العزق (الشكل رقم ١,٢١ ج).[١٣]،[٢٨]. وللآن غير معروف على وجه الدقة كيف تنبه الخلية الحسية بحركة الصوت بالنسبة لعقلة العذق ولكن من المفترض أن هذه الحركة تسبب إجهاد ميكانيكي على قمة التفرعات التي تنغمس في الخلية المغلفة. مثل هذا الإجهاد يمكن أن ينشأ عنه تغيرات في صفات غشاء الخلايا المستقبلة الميكانيكية في الشعرات القاسية الموجودة على قرون الاستشعار ويؤدي ذلك إلى تضخيم قوة السيالات العصبية. إن مثل هذه الميكانيكية قد تحدث هنا.

ثامناً: المعلومات المبلغة عن طريق الرقص
Dance communication

عند خروج النحل السارح يخطر النحل من أفراد طائفته عن مكان تواجد الغذاء، حيث تقوم النحلة السارحة بالرقص على القرص الرأسي، وتوضح الزاوية التي تكونها مع العمود الرأسي زاوية مصدر الغذاء بالنسبة لزاوية سقوط الشمس في الحقل. تؤدي الشغالات أحد نوعين من الرقص ويعتمد ذلك على مسافة الغذاء. فإذا ابتعد مصدر الغذاء لمسافة أقل من ٧٥ متراً تتحرك النحلة في دائرة مرة أو أكثر في اتجاه حركة عقارب الساعة ثم عكس حركة عقارب الساعة، وهكذا. وهذا هو الرقص الدائري. وفي حالة المسافات الطويلة تؤدي النحلة رقصة على شكل رقم ثمانية باللغة الإنجليزية (8) حيث تتأرجح البطن بأن تجري في اتجاه مستقيم ثم تدور للخلف في تبادل بين طريق العودة اليمين واليسار (الشكل رقم ١,٢٢). ويسمى هذا النوع من الرقص بالرقص الاهتزازي Waggle dance. توجد أيضا علاقة قوية بين المسافة إلى مصدر الغذاء وسرعة أداء الرقص بواسطة النحلة، فكلما قرب مصدر الغذاء تؤدي النحلة دوائر راقصة أكثر. في وحدة الزمن [١]. ويصاحب النحل الراقص عن قرب عدد من النحل الذي يتابع هذا الرقص ثم يطير متجهاً إلى المكان الذي حدده الراقص كمصدر للغذاء.

كيف يفهم ويفسر ويترجم النحل المتابع الرقص على سطح القرص المظلم والمزدحم ؟

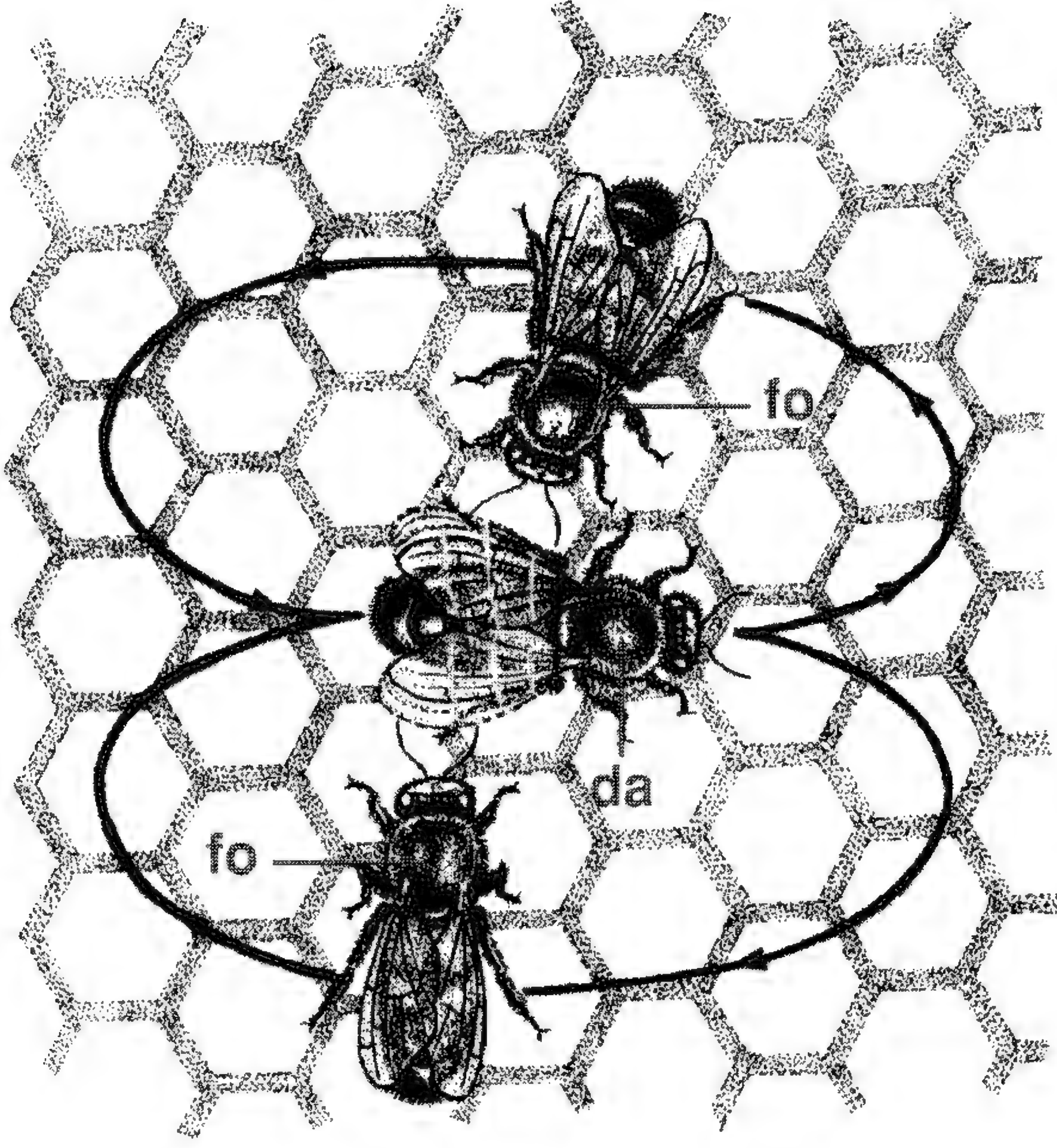
يصدر النحل الراقص ذبذبات صوتية خلال تهاديه في مشيته و اهتزازاته، بعمل ذبذبات صغيرة جداً بأجنحته المضمومة على الجسم بمعدل قدره ٢٠٠-٣٠٠ دورة في الثانية وبحوالي ١٥ خس صوتي كل ثانية [٢٩]. يحدث الصوت أيضا خلال الرقص الدائري، حيث يسبب درجة ميل الجسم حول حواف الجناح المهتز تذبذب تيارات الهواء حول بطن النحل الراقص وهنا يضبط معظم النحل التابع قرون استشعاره في هذه المنطقة ذات السرعة القصوى في حركة الجزيئات الدقيقة في الهواء. وفي خلال عدد قليل من المليمترات تتغير هذه الظروف القريبة من الحقلية، وفوق ذلك فإن تذبذبات جزيئات الهواء تكون أقل قوة بمقدار ٢٠٠ مرة.

مما تقدم فإن النموذج الخاص بالسمع على قرن استشعار النحلة يعمل بكفاءة خلال مسافات قصيرة جداً من موقع النحلة الراقصة. وترتبط فترة حدوث

الصـوت أثناء الرقص بمسافة مصدر الغذاء في حالتي الرقص الدائري والرقص الاهتزازي [٣٠]. كما توجد علاقة موجبة بين مدى الأصوات أثناء حركات الرقص ومدى الاستفادة من المصدر الغذائي للنحل، ولكن الاختلافات في هذه الحالة تبدو قليلة، وقد تكون غير كافية لتستخدمها النحلة. وتجدر الإشارة إلى أن استخدام قرني الاستشعار لإجراء مقارنة متزامنة لمدى الأصوات أثناء الرقص يمكن أن يدعم النحل التابع بالمعلومات عن اتجاهاتهم بالنسبة لجسم النحلة الراقصة، وبالتالي معلومات عن اتجاه مصدر الغذاء. ويؤكد ذلك الحقيقة التي مفادها أن هذه الوظيفة السمعية وتطويعها في النحل تقل بدرجة معنوية إذا نزع أحد قرني الاستشعار [٣١].

إن التجارب المبدعة باستخدام النحلة النموذجية، التي يمكن أن تؤدي الرقص الاهتزازي وترفرف بأجنحتها بدرجة مناسبة، قد أظهرت أهمية المعايير المختلفة للرقص، فالنحلة النموذجية يمكنها أن توجه باقي النحل إلى مصدر السروح. أما إذا ظلت رفرفة الأجنحة بدون اصدار أي أصوات، فإن النحلة النموذجية ذ شل في توجيه باقي النحل. وإذا رقصت النحلة النموذجية وانتجت نبضات صوتية بالاهتزازات الجناحية لها ولكن بدون أن تنتج التردد المنخفض للحركات الاهتزازية للرقص (١٣–١٥ المشار إليها بالحرفين Hz) فإن النحلة النموذجية تفشل أيضاً في توجيه باقي النحل. ويبدو أن الصوت و اهتزازت نهاية البطن يستخدمان في بيان المسافة التي يجب قطعها للوصول إلى الأزهار كمصادر للغذاء [٣٠].

وقد أوضحت التجارب التدريبية أن النحل يمكنه أن يعي ويفهم الأصوات الصادرة من النحل الراقص، أما تجارب الاستئصال فقد أظهرت أن المستقبل هو عضو جونسون في عذق قرن الاستشعار [٣١]،[٣٢] ويبين تحليل حركات السوط الذي يستجيب للصوت المنبه والمكافئ للصوت الناتج عن النحلة، أن هذه الحركات تناسب انتقال مثل هذا الصوت. وفي هذه الحالة يتم التأكد من حدوث أقصى تنبيه للخلايا الحسية من النوع Scolopale التي ترتبط عند قاعدة السوط، و تتساوي الحساسية في كل الاتجاهات، ويظهر ترددها على شكل خط بين مدى الترددات التي تحدث في الإشارات الطبيعية. بالإضافة إلى ما سبق، فإنه لا يحدث رنين بمعنى عدم رجوع للصوت، و يسمح ثباته المؤقت بتثبيت المكون المؤقت للأصوات الناتجة عن الرقص. وتولد الذبذبات المنخفضة للبطن أساساً حركات جزيئات الهواء الجانبية. وحيث أن



الشكل رقم (١,٢٢). تصدر النحلة الراقصة (da) سيالات من الصوت تعمل اهتزازات بأجنحتها المقفولة (تم تضخيمها في هذا الشكل التخطيطي). يمد النحل التابع (fo) قرون استشعاره بالقرب من النحلة الراقصة. في هذه المنطقة يجابهوا السرعة القصوى لجزيئات الهواء الناتجة عن اهتزازات الأجنحة. ويلاحظ أن الانحراف الدقيق للسوط الذي يحدث نتيجة تذبذب حركات الهواء يمكن رصده عن طريق الخلايا الحسية الموجودة بعضو جونسون. يمثل الخط الأسود السميك مسار رقص النحل السارح عند عودته للخلية.

السوط يكون حساساً للحركة في كل الاتجاهات وبدرجة مساوية، فإنه يمكن ملاحظة هذه الحركات مثل الحركات الظهرية البطنية لحبيبات الهواء والتي تحدث نتيجة رفرفة الأجنحة. ويظل السؤال عن كيفية قيام النحلة بتكامل كلا النوعين من المعلومات.

يتصل النحل المصاحب بنظيره الراقص عن طريق التذبذبات وهذه الأخيرة تنتقل خلال القرص الشمعي تزال بواسطة أعضاء خاصة حساسة للتذبذبات في أرجله. ويضغط النحل صدره ضد القرص وتتذبذب عضلات الجناح، وبالتالي تنتج عمليات إزاحة دقيقة (ميكرومتر واحد) للمادة الخاصة بالتفاعل عند تردد قدره ذبذبة (٣٥٠ دورة/ثانية). وعندما تعي النحلة الراقصة هذه الإشارات فإنها قد تتوقف عن الرقص وتنقل عينات صغيرة من الغذاء الذي جمعته للنحل المرافق لها.

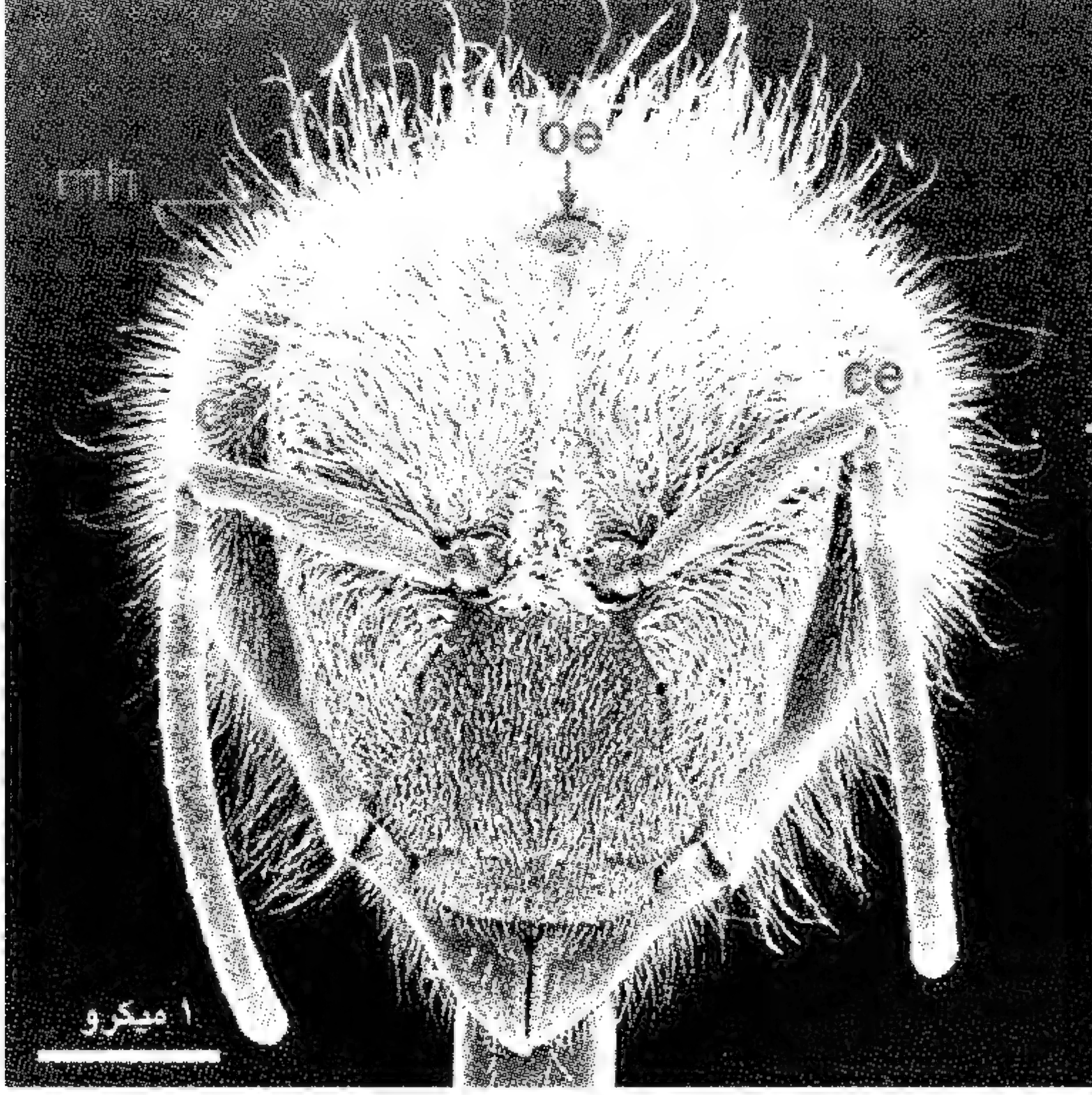


الشكل رقم (١ , ٢). العيون المركبة لذكر نحل العسل كبيرة جدا وتحتل معظم علبة الرأس. يلتقي العينان من طرفهما العلوي ويحصرا بينهما من الأمام الثلاث عيون البسيطة، تغطي العيون بشعيرات دقيقة توجد بين الوحدات العينية. ومعظم هذه الشعيرات تتغذى عصبيا وتؤدي وظيفة المستقبلات الميكانيكية. ونظرا لوجود أعداد هائلة من الشعيرات فإنه من المستحيل رؤية الوحدات العينية منفردة. لاحظ أيضا وجود الخرطوم القصير في الذكر.

الرؤية في النحلة :(العين المركبة)

Vision in the bee :The compound eye

تقوم النحلة بجمع غذائها من مسافات بعيدة إلى حد ما عن مكان عشها أو خليتها ، معتمدة بدرجة كبيرة على حاسة إبصارها لتسلك طريقها أثناء الطيران إلى مكان جمع الغذاء. وتستعمل النحلة حاسة الإبصار لتحديد المكان الذي يجب أن تكون عنده بين النباتات، وتنتخب الأزهار المناسبة وتجد مصدر الغذاء داخل الزهرة، وعلى النحلة ايضا أن تجد طريقها للعودة إلى الخلية وتميز خليتها التي تعيش فيها من بين الخلايا الأخرى الموجودة بالمنحل. ويقوم الذكر بالخروج من خليته وتعقب الملكة أثناء التزاوج معتمداً ايضا على حاسة الإبصار. مما تقدم فإن حاسة الإبصار تعتبر من الحواس الهامة جداً للنحلة وتحتل عيون الشغالات الجزء الأكبر من الرأس بينما تسيطر على معظم مساحة الرأس في حالة الذكر (الأشكال رقم ٢,١ ؛٢,٢ ؛٢,٣ ؛ ٢,٨ ؛ ٢,٩).

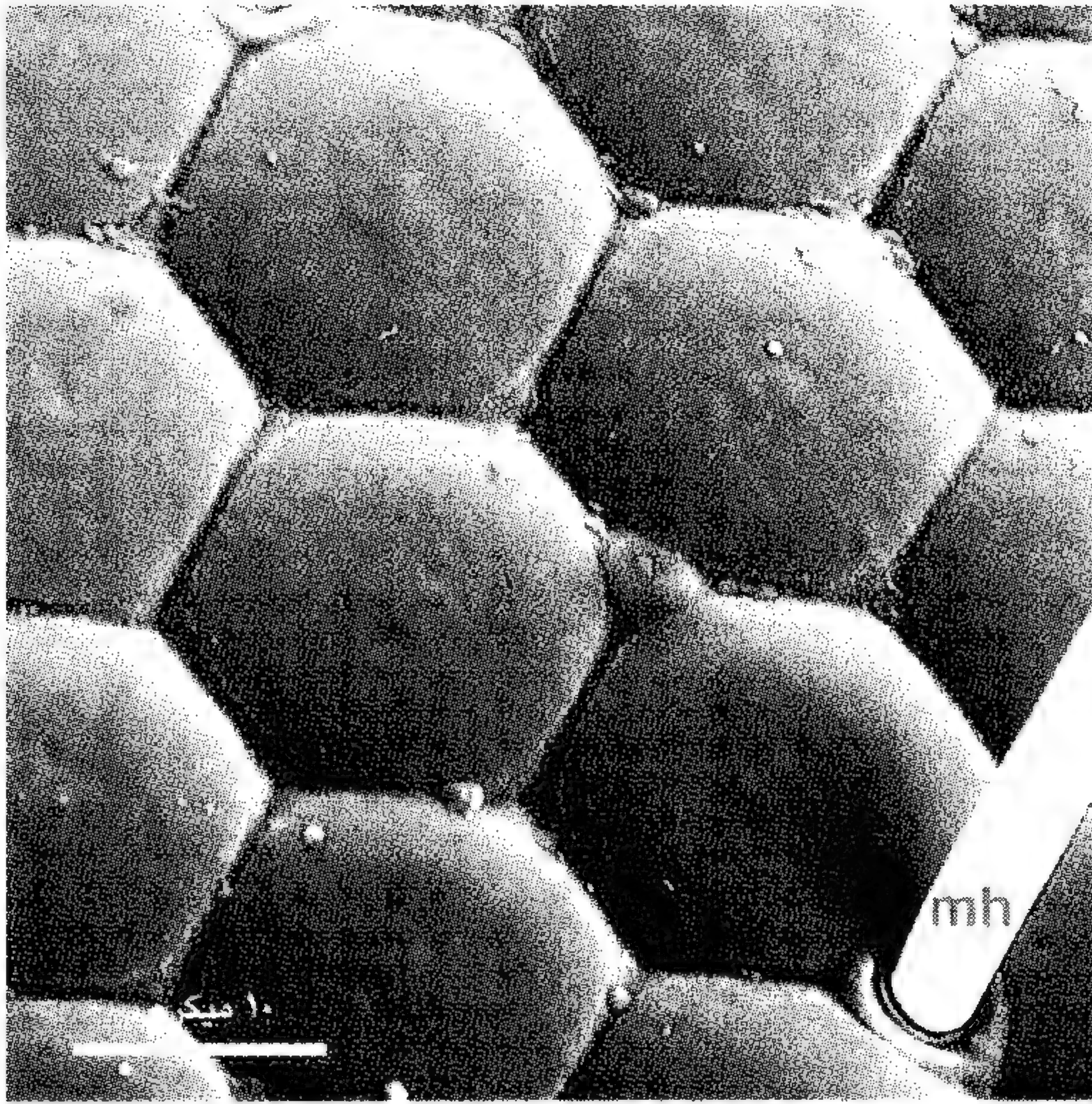


الشكل رقم (٢,٢). العيون المركبة في شغالة نحل العسل. بالرغم من أنهما أصغر حجما من تلك الموجودة في الذكر إلا إنهما يحتلان جزء كبيرا من علبة الرأس. لعيون الشغالات أيضا شعيرات حس ميكانيكية تقع بين الوحدات العينية للعين المركبة (ce) ، شعيرات المستقبلات الميكانيكية (mh) ، عوينة بسيطة (oc).

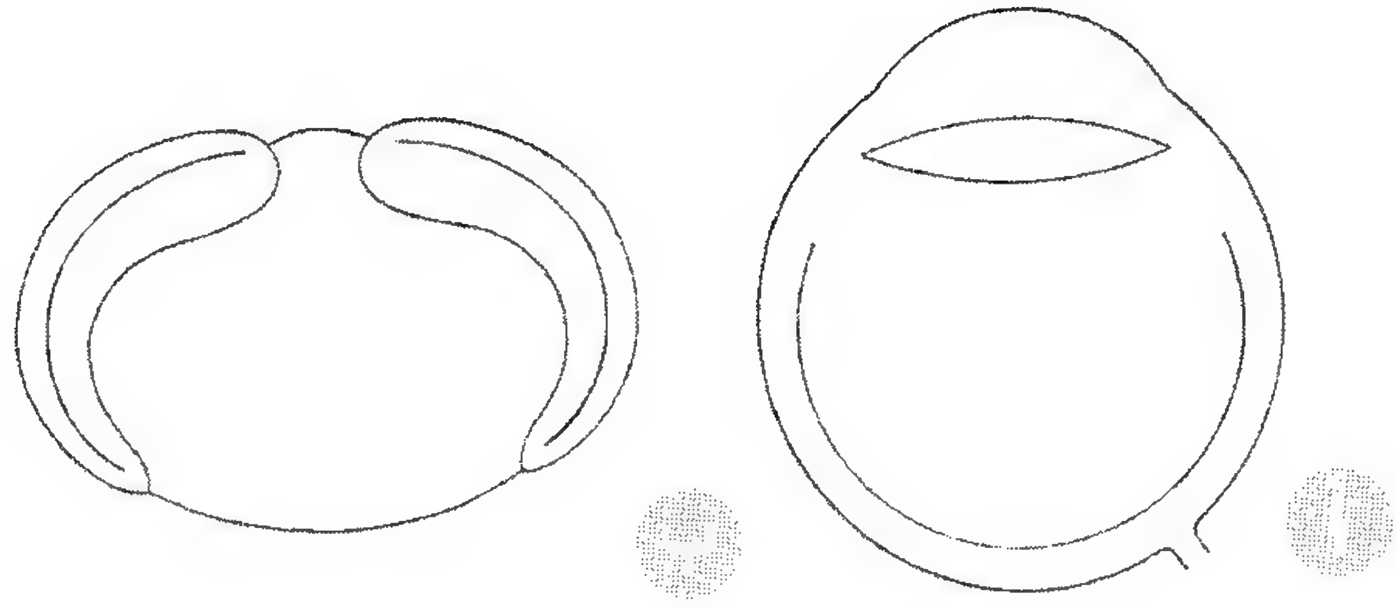
أولاً : العين المركبة

The compound eye

إذا نظرنا عن قرب للعين المركبة بعدسة يدوية أو تحت المجهر ، فإننا سنشاهد أعدادا هائلة من العدسات الصغيرة أو الوحدات العينية التي يتروواح عددها ما بين ٥٠٠٠ إلى ٦٠٠٠ في الشغالة ، وحوالي ٣٥٠٠ في الملكة ، وحوالي ١٠٠٠٠ في الذكر [١٢] (الشكل رقم ٢,٣). من الواضح أن عين النحلة تختلف عن نظيرتها في الإنسان. فالإنسان لديه عين تشبه آلة التصوير ذات شبكية مقعرة (طبقة من خلايا مستقبلات ضوئية Photoreceptor cells)، وعدسة مفردة (سطح القرنية بالإضافة إلى العدسة التي تقع تحتها) حيث يتركز الضوء على الشبكية (في الشكل رقم ١٢,٤). ويلاحظ أن طبقة الشبكية تكون كبيرة بدرجة تكفي وجود عدة آلاف من خلايا المستقبلات الضوئية (القضبان و المخاريط) والتي بها يتم تحليل الصورة. ولكل الثدييات عيون تشبه ذلك الوصف: فهي كبيرة



الشكل رقم (٢,٣). تتركب العين المركبة من العديد من مجاميع الوحدات العينية الصغيرة ذات الخلايا المستقبلة الضوئية. لاحظ أن هذه الوحدات منضغطة مع بعضها في النحلة وسداسية الشكل. ويمكن رؤية جزء من الشعيرات الحسية الميكانيكية (mh).تقع هذه الشعيرات في تجاويف وتغذى عصبيا عند قاعدة الغلاف. يتم تنبيه الخلية العصبية بالحركة وبالتالي تصبح النحلة على دراية بأي شئ يلامس سطح العين.



الشكل رقم (٢,٤). (أ) الرؤوس البشرية كبيرة بدرجة تكفي وجود اثنين من الشبكية الكبيرة. يتم تركيز الضوء بواسطة العين التي تشبه آلة التصوير على الشبكية المقعرة والتي تظهر باللون الأحمر.

(ب) الحشرات صغيرة وغير قادرة على حركة رءوسها لمسافة لذلك فهي تحتاج إلى مساحة رءوية واسعة لتحديد المفترسات. وبالتالي فهي تحتوي على شبكية محدبة (باللون الأحمر) التي تنتشر على سطح علبة الرأس.

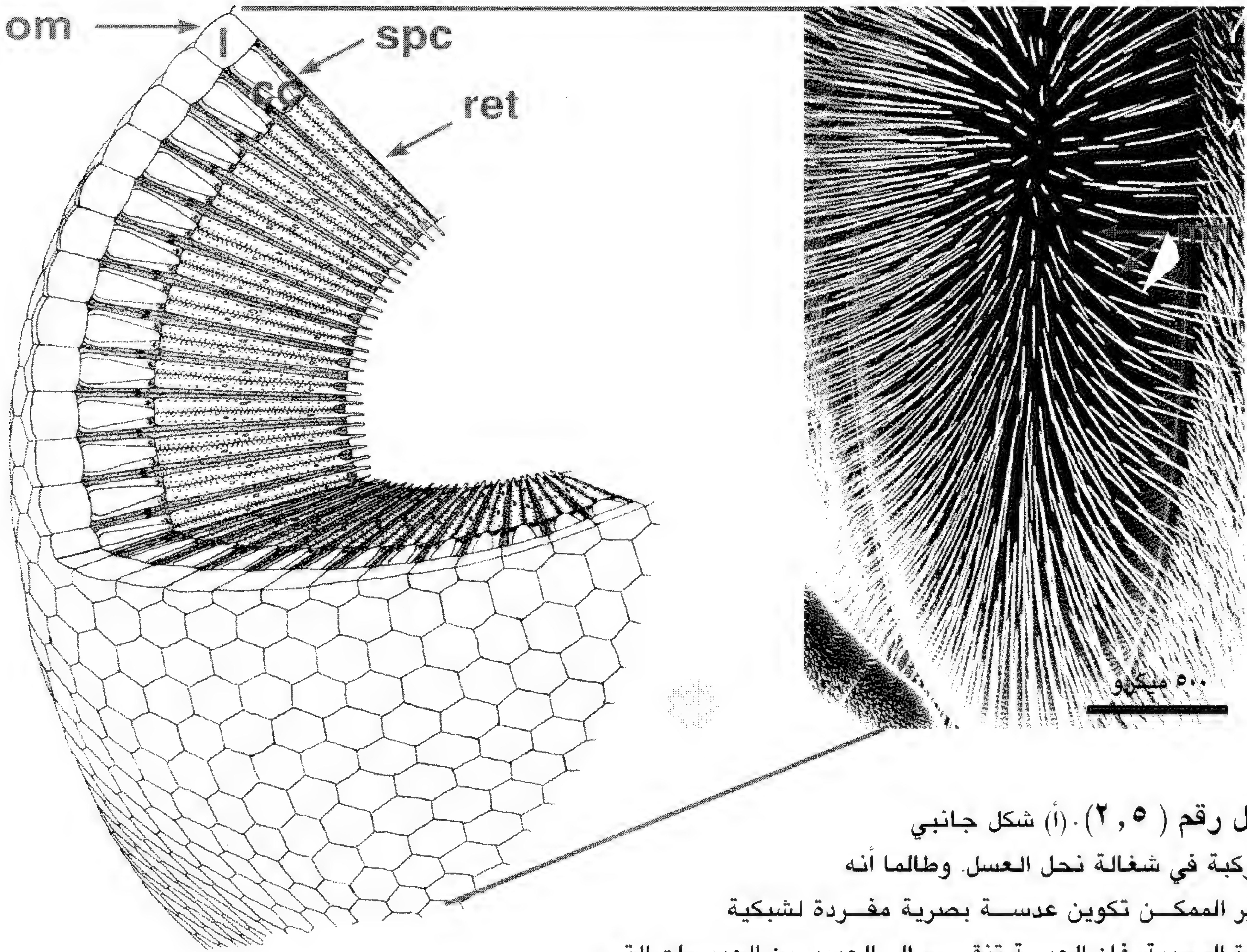
ويمكنها احتواء اثنتان من الشبكية الكبيرة نسبياً في الرأس، وأغلبها يمكنها تحريك رؤوسها لتنظر حولها. والحشرات، من جهة أخرى أغلبها حيوانات صغيرة الحجم وغالباً لا يمكنها أن تدير رؤوسها بدرجة كبيرة. فإذا كان الحيوان الصغير جداً وله عين بها عدد وفير من خلايا المستقبلات الضوئية في الشبكية فإنه من المعقول أن يكون له حقل رؤية واسع جداً ويلزم ذلك انتشار الشبكية على مساحة تغطي معظم الرأس (الشكل رقم ٢,٤ب). لذلك فإن الحجم الصغير للحشرة والحاجة إلى رؤية بانورامية شاملة لتحديد مدى اقتراب المفترسات مثلاً أظهر تطور واضح في الشبكية المحدبة في الحشرات. ولو أن ذلك قد يسبب مشاكل مع العدسة. فمن المستحيل إنشاء وتنظيم عدسة بصرية منفردة جيدة لشبكية محدبة. فيجب أن يجزأ النظام العدسي إلى عدسات صغيرة (عديسات) عديدة توجد على الشبكية، وهذا بالتبعية يعني أن خلايا المستقبلات الضوئية السفلية يجب تجزئتها إلى مجاميع صغيرة تحت العديسات الفردية [٣]. وينتج عن ذلك ما يسمى بالعين المركبة أو العين ذات العديسات العديدة (الشكلين رقمي ٢,٣؛ ٢,٥).

كيف تكوّن العين المركبة صورة؟

للإجابة على هذا السؤال يجب توضيح التركيب الداخلي باختصار. فتحت أي عديسة صغيرة تكونت من الجليد كالذي يغطي باقي جسم الحشرة، يرقد المخروط البلوري Crystalline cone وهو الجسم الثاني الشفاف الذي يشبه المخروط. ويقوم المخروط بمساعدة العديسة في تجميع الضوء وتركيزه على قمة حلقة خلايا المستقبلات الضوئية التي ترقد بأسفل. ويحاط الجسم البلوري والمستقبلات الضوئية بجزء انبوبي مكون من خلايا تحتوي على حبيبات من صبغات سوداء، وتصفي هذه الخلايا الصبغية المستقبلات من الضوء الداخل من أي مكان باستثناء ذلك الداخل من نظام العديسات الفردية نفسه، بينما تصفى طبقة الصبغات القاعدية المنطقة الخلفية من الشبكية من أي ضوء شارد.

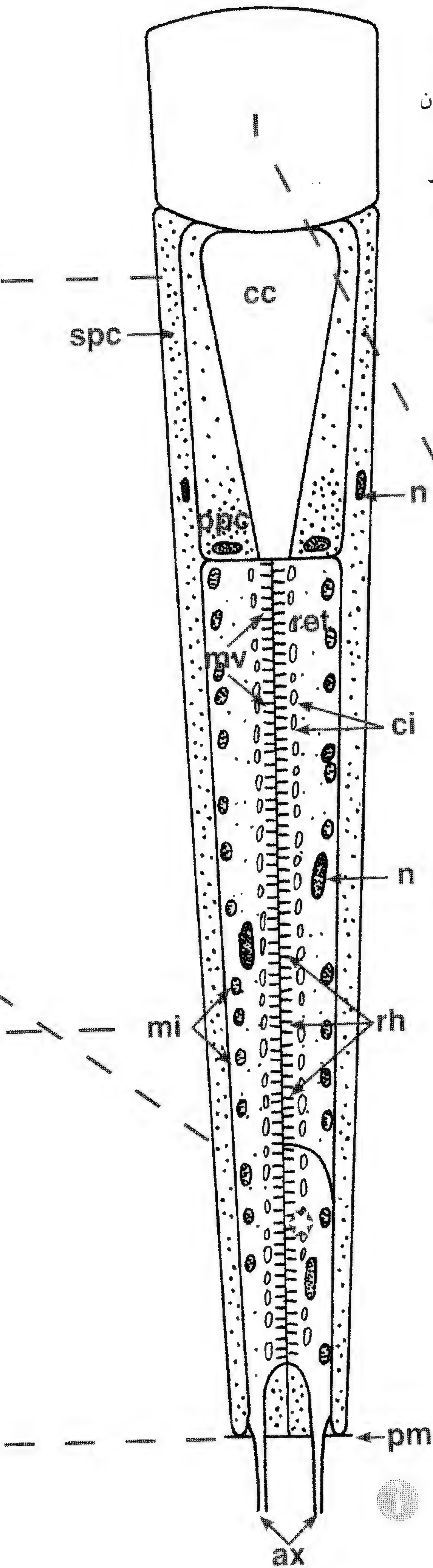
تشكل كل عديسة، مع ما يرتبط بها من مستقبل وخلايا صبغية، وحدة العين المركبة Ommatidium (الشكل رقم ٢,٦). وتحتوي كل وحدة عينية في النحل على تسع مستقبلات ضوئية حيث تبدو الخلية التاسعة أقصر من الثمانية الآخرين [٤]. وقد تحورت الحواف الداخلية للمستقبلات الضوئية لتحمل الصبغة البصرية: تلتف الأغشية الخلوية لتكوّن عدة طبقات من أنابيب صغيرة تعرف باسم الخملات الدقيقة Microvilli التي تقع عند الزاوية اليمنى لمرور الضوء الداخل (الشكل رقم ٢,٦ أ، د، هـ، و)، تقع الصبغة البصرية في هذه الأغشية وبالتالي توجد في أحسن أوضاعها بالنسبة للضوء. و يذكرنا هذا الترتيب بنظيره في عين الإنسان، حيث تشكل الأغشية الدهنية للقضبان والمخاريط صفائح تحمل الصبغة البصرية وهذه الصفائح تقع أيضا عند الزوايا اليمنى للضوء الداخل. وتعرف الحافة الداخلية المتحورة لخلية وحدة الشبكية في الحشرة باسم الوحدة القضيبية Rhabdomere، وتندمج الوحدات القضيبية للتسع خلايا معا ليشكلوا قضيب واحد مركزي يسمى القضيب البصري Rhabdom الذي يسير على طول الوحدة العينية. يركز النظام العدسي الضوء على قمة القضيب البصري الذي يعمل كمرشد ضوئي على هيئة قمع ليدخل عن طريقه الضوء ويتجه لأسفل عبر طول هذا القضيب ويحدث ذلك لأن الفرق في معامل الانكسار Refractive index بين القضيب البصري وباقي خلية المستقبلة الضوئية يعوق الضوء من خلال القضيب البصري [٥]. وعلى ذلك فإن الضوء الذي يدخل إحدى الوحدات العينية يتجه خلال كل طبقات الغشاء الحاملة للصبغة البصرية معطياً أقصى فرصة للصبغة

لكـي تتفاعل مـع الضوء. عندمـا يتفاعـل الضوء مع جزيء الصبغة البصرية الموجـودة بالغشاء ، يحدث له تغـير بنائي عكسي في تركيبه ويـؤدي ذلك بطريقة غير مباشـرة إلى فتـح البوابات الأيونيـة في الغشاء الخلـوي. و تسبـب الحركة الناتجـة للأيونات فقدان استقطـاب الخليـة . ينتشـر فقـدان الاستقطـاب تحت المحور القصير لخلية الشبكية إلى نهايتها، حيث تسبب في تحرير و إفـراز الناقل العصبي الـذي ينبه الخلية التاليـة في الممر البصري. ويقـوم القضيب البصري بقياس كثافة الضوء فقط من المساحة الصغيرة للحقل البصـري المرئـي بواسطة نظامهـا العدسي. وتجدر الإشـارة إلى أن التسـع خلايـا التـي تشـكل القضيب البصري لا تحلل الصورة المتناهيـة الصغر المعكوسة والمتكونة بواسطـة العدسة، مع الأخذ في الاعتبار أن خلايا أي وحدة عينية تعمل مع بعضها كوحدة مستقبلة واحـدة. وتتـم عمليـة إعـادة الصـورة المقلوبة إلى وضعهـا السـوي و بناؤها مـن الضـوء الفسيفسائي والبقع السـوداء التي تتكون بواسطـة هذه الوحدات. وبمقارنـة ذلـك بمـا يحـدث في عـين الإنسـان فإن المتحصـل عليها هي صورة خشنة جـداً وغير مصقولة وذات تبدد مـكاني يعادل مائة مرة تقريبـا أسوأ مما يحدث في الإنسان.



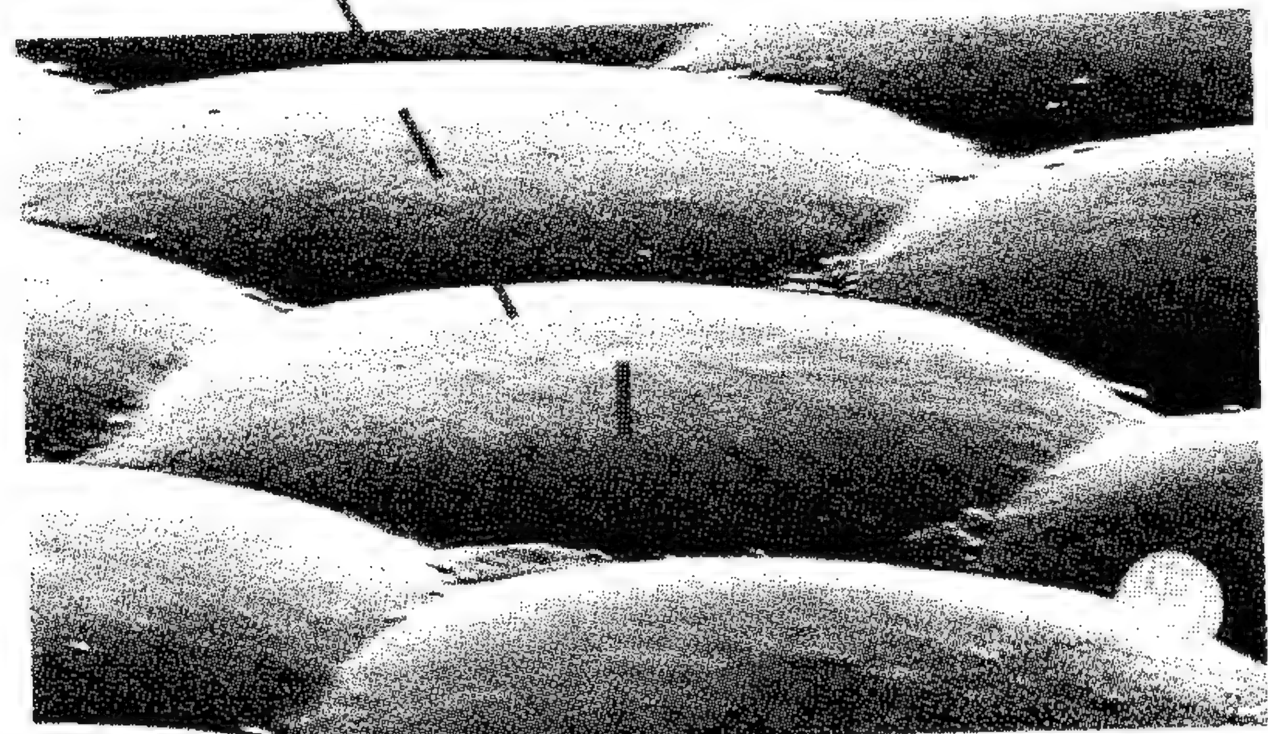
الشكل رقم (٥ , ٢). (أ) شكل جانبي لعين مركبة في شغالة نحل العسل. وطالما أنه من غـير الممكـن تكوين عدسـة بصرية مفـردة لشبكية الحشـرة المحدبة، فإن العدسة تنقسـم إلى العديد من العديسات التي تـتراوح ما بين ٥٠٠٠ –٦٠٠٠ في شغالة نحل العسل، وبالتالي فإن هذه يعني أن خلايـا المستقبـلات الضوئيـة في الشبكية يجـب أن تنقسم إلى مجاميـع صغيرة لترقد كل مجموعة تحت كل عدسة. ترقد كثير من شعيرات المستقبلات الميكانيكية (mh) بين وحدات العين المركبة.

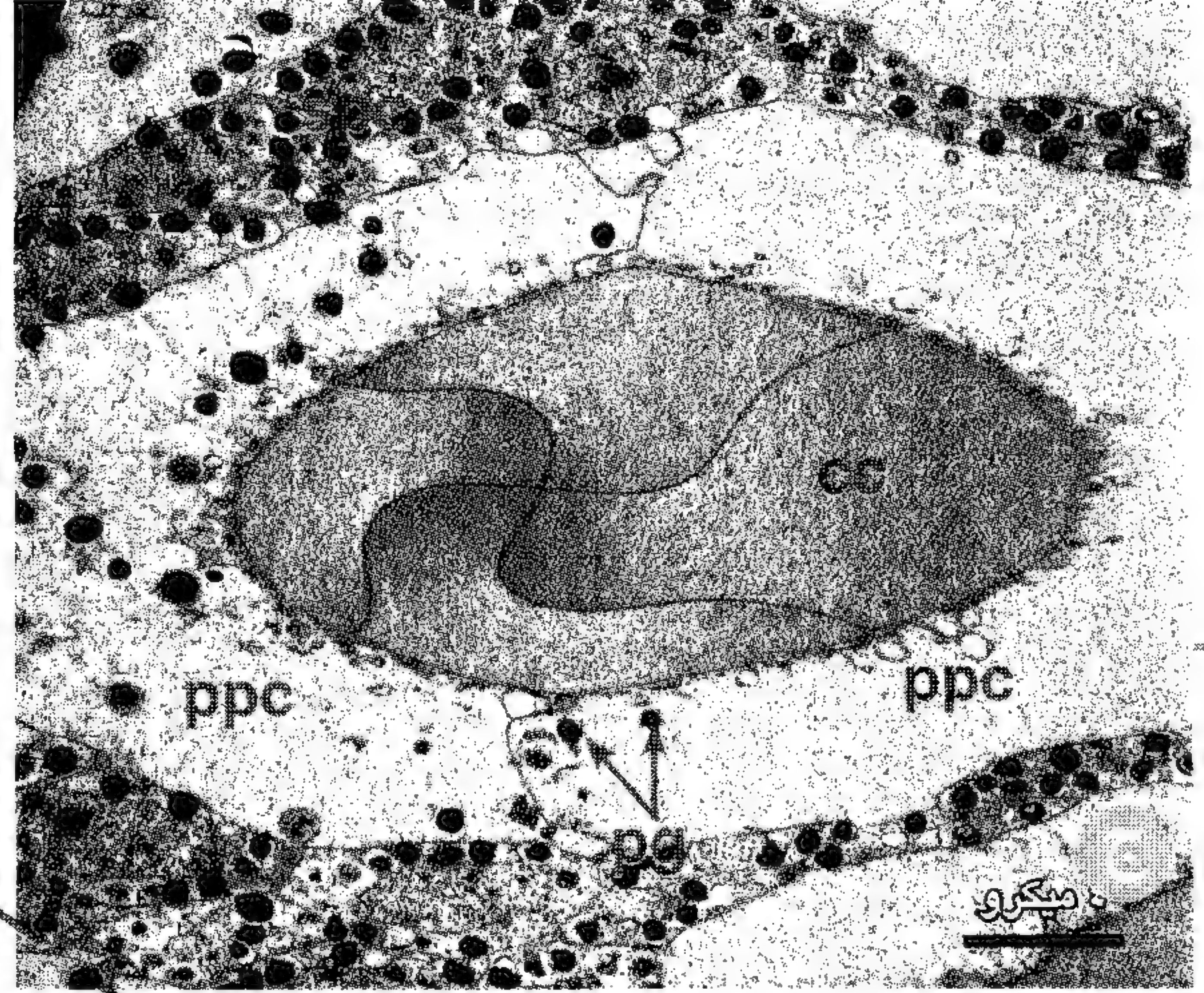
(ب) قطـاع في العين المركبة لشغالة نحل العسل يبين كيـف تتكون من وحدات عينية منفردة (om) وكل وحدة لها نظامها العدسي الخاص بهـا. العدسة (l)، والمخروط البلوري (cc)، خلايا المستقبلات الضوئيـة (ret) المرتبة شعاعيا حول المحور البصري، وخلايا الحبيبات الملونة (spc) لمنع دخول الضوء الشارد.يوجد التركيب الدقيق للوحدة العينية في (الشكل رقم ٢,٦) من أ –و.



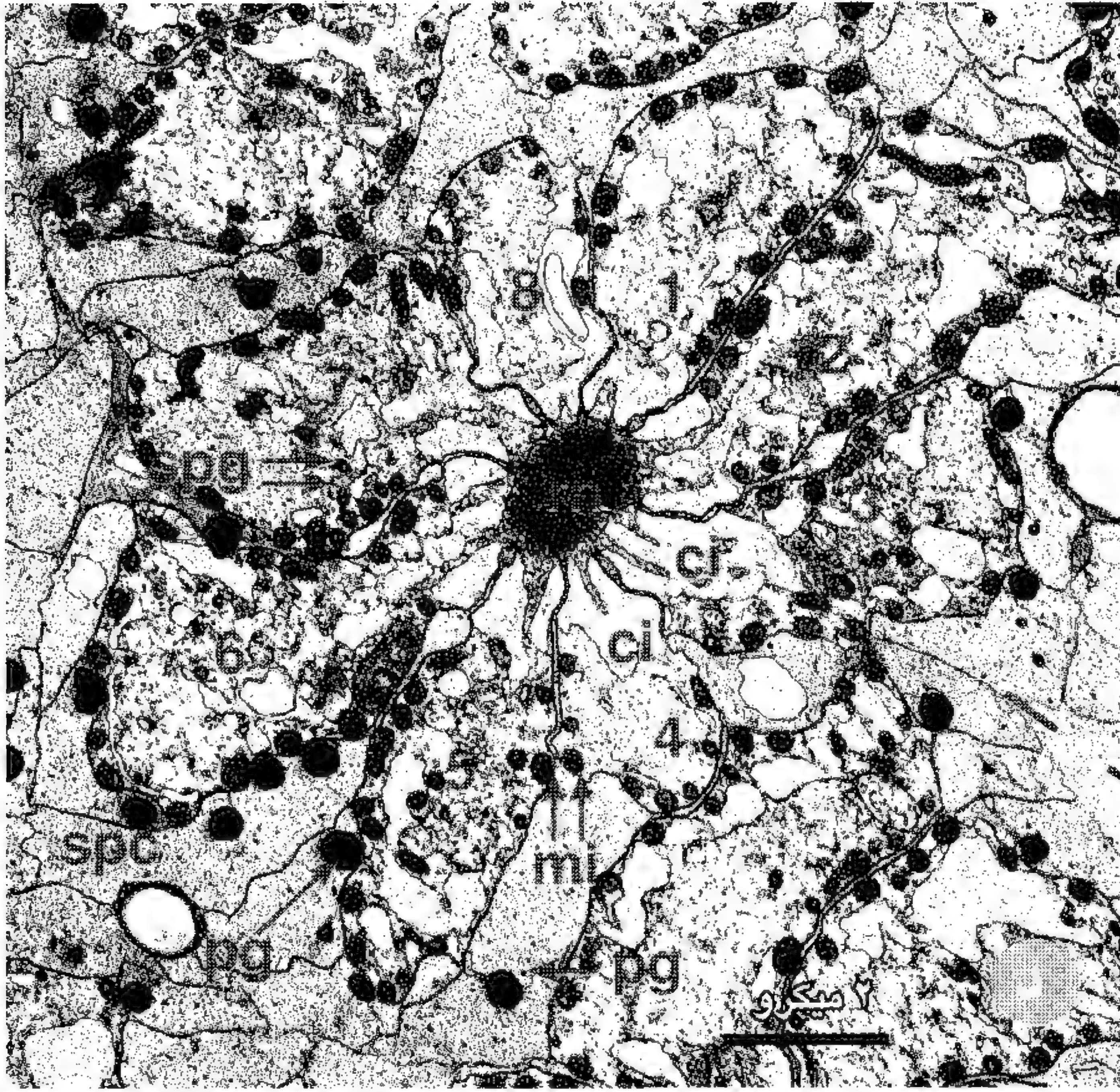
الشكل رقم (٦ , ٢). (أ) قطاع خلال وحدة عينية متكيفة على الظلام في عين مركبة لنحلة العسل. تشكل كل وحدة عينية جزء من العين المركبة المكونة من العديد من الوحدات. يتركز الضوء على قمة الخلايا المستقبلة الضوئية والمعروفة باسم خلايا الشبكية بواسطة العدسة الجليدية الشفافة (l) والمخروط البلوري الذي يرقد تحتها (cc). ويشكل هذان التركيبان جهاز الانكسار الضوئي في الوحدة العينية. تترتب خلايا الشبكية (ret) في شكل شعاعي حول المحور الطويل للوحدة العينية حيث يتحور الحافة الداخلية لكل خلية لتكوين عدد كبير من الأنابيب الدقيقة القصيرة أو الخملات الدقيقة (mv) والتي فيها توجد الحبيبات البصرية. تتقابل خملات كل الخلايا في الوحدات العينية في الوسط لتكون منطقة دائرية يطلق عليها القضيب البصري (rh). يعمل القضيب البصري كدليل موجي وبالتالي فإن الضوء الذي يتركز على طرف القضيب ينزلق لأسفل على طول هذا القضيب أي خلال الحبيبات البصرية الموجودة بالخملات الدقيقة. توجد تسع خلايا شبكية ولكن واحدة منها فقط هي الأقصر ويمكن رؤيتها في الثلث السفلي من الوحدة العينية (النجمة). تضيق الخلايا لتشكل محاور صغيرة (ax) التي تمر خلال الغشاء القاعدي (bm) لربط العين مع العقدة العصبية البصرية. توجد ثلاث عقد بصرية تؤدي معلومات خاصة بالرؤية وتقع بين العين والمخ (لا ترى في هذا الشكل). ترتبط الخلايا الشبكية بواسطة شريط من حاجز خلوي يعزل الوحدات العينية الفردية يطلق على هذه الخلايا "الخلايا الصبغية الثانوية (spc) " وهي تحتوي على حبيبات صبغية سوداء. تحيط زوج من الخلايا الصبغية الأولية (ppc) المخروط. يلاحظ وجود خلايا صبغية صغيرة مرتبطة بالغشاء القاعدي تقوم بحجز المحاور العصبية عندما يمروا خارج العين. تحتوي خلايا الشبكية أيضا على بعض الحبيبات الصبغية ولكنها تكون أصغر حجما من تلك الموجودة في الحاجز الخلوي. وغالبا ما يوجدوا في النصف العلوي من الخلايا الثمانية الأكثر طولا ويوجدوا بإعداد وفيرة في منطقة الاتصال بين الخلايا والمخروط البلوري. يحدث اختلاف في التركيب الدقيق لخلايا الشبكية والخلايا الصبغية في كثير من أنواع الحشرات خلال مرحلة التكيف على الضوء والظلام ، وقد وجد معظم الباحثين اختلافات طفيفة في وضع حبيبات الصبغات في النحل مع إمكان استثناء الحبيبات الصبغية الصغيرة في خلايا الشبكية. التي قد تتحرك للداخل حول القضيب البصري عند قمة الخلية لتقطع الطريق على الضوء الداخل على خلايا الشبكية في حالة الضوء الساطع. أحد ميكانيكية التردد المرئية في الحشرات هي ظهور أوعية كيسية كبيرة حول القضيب البصري عندما تتكيف العين على الظلام هذه الأوعية الكيسية عبارة عن تجاويف متطاولة بي أغلفة الأغشية بين الخلوية المتوازية وتعرف باسم شبكة البلازما الداخلية أو الشبكة الاندوبلازمية ويحدث ذلك في معظم الخلايا. ترتبط شبكة البلازما الداخلية مع النشاطات الخلوية الأيضية. يتم تدعيم فعل القضيب البصري كدليل موجي لوجود اختلافات في الدلائل الانعكاسية للقضيب البصري والأوعية الكيسية وهذا ما يؤكد وصول الحد الأقصى من كمية الإضاءة إلى المناطق السفلي من القضيب البصري في العين التي تكيفت على الضوء تكون الأوعية الكيسية (ci) مختزلة جدا. لاحظ وجود الأنوية الخلوية (n) والأجسام السبحية أو الميتوكوندريا (mi).

(ب) منظر للسطح الخارجي للعدسة الجليدية (l) للوحدة العينية

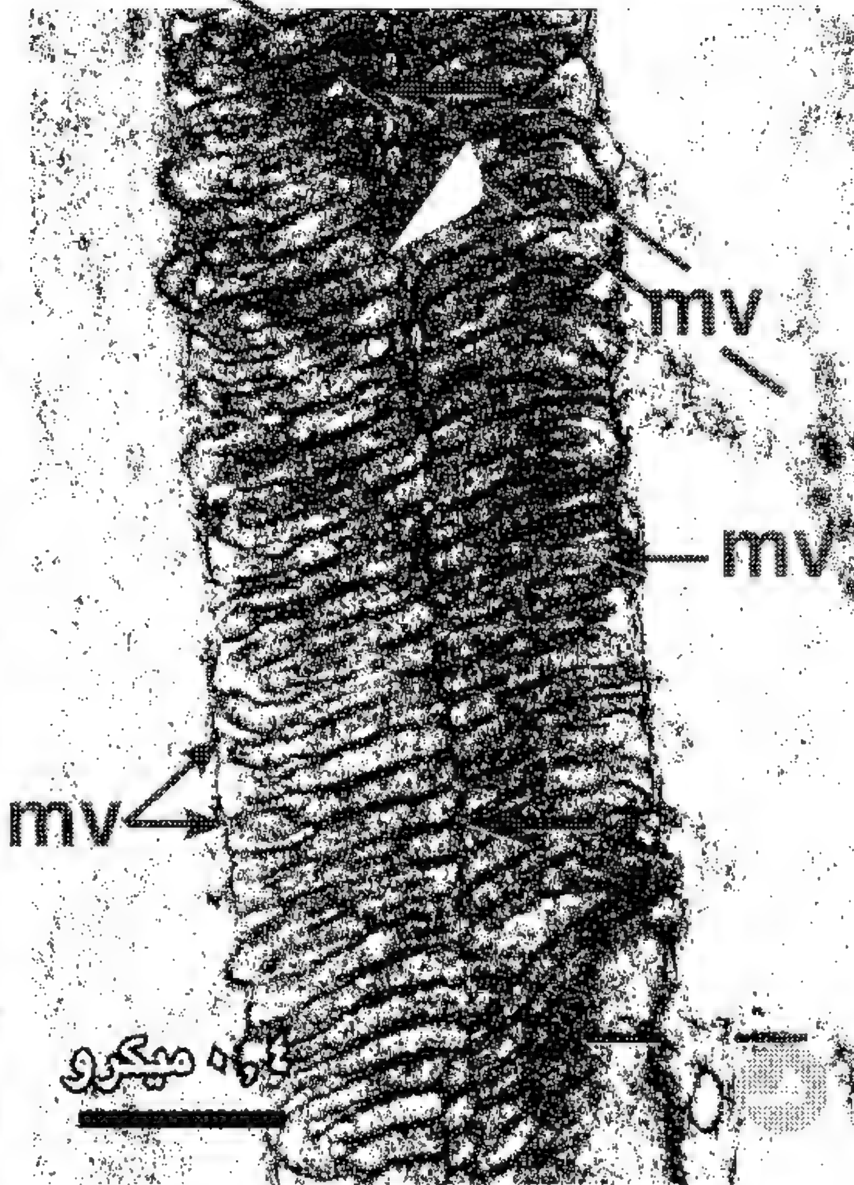




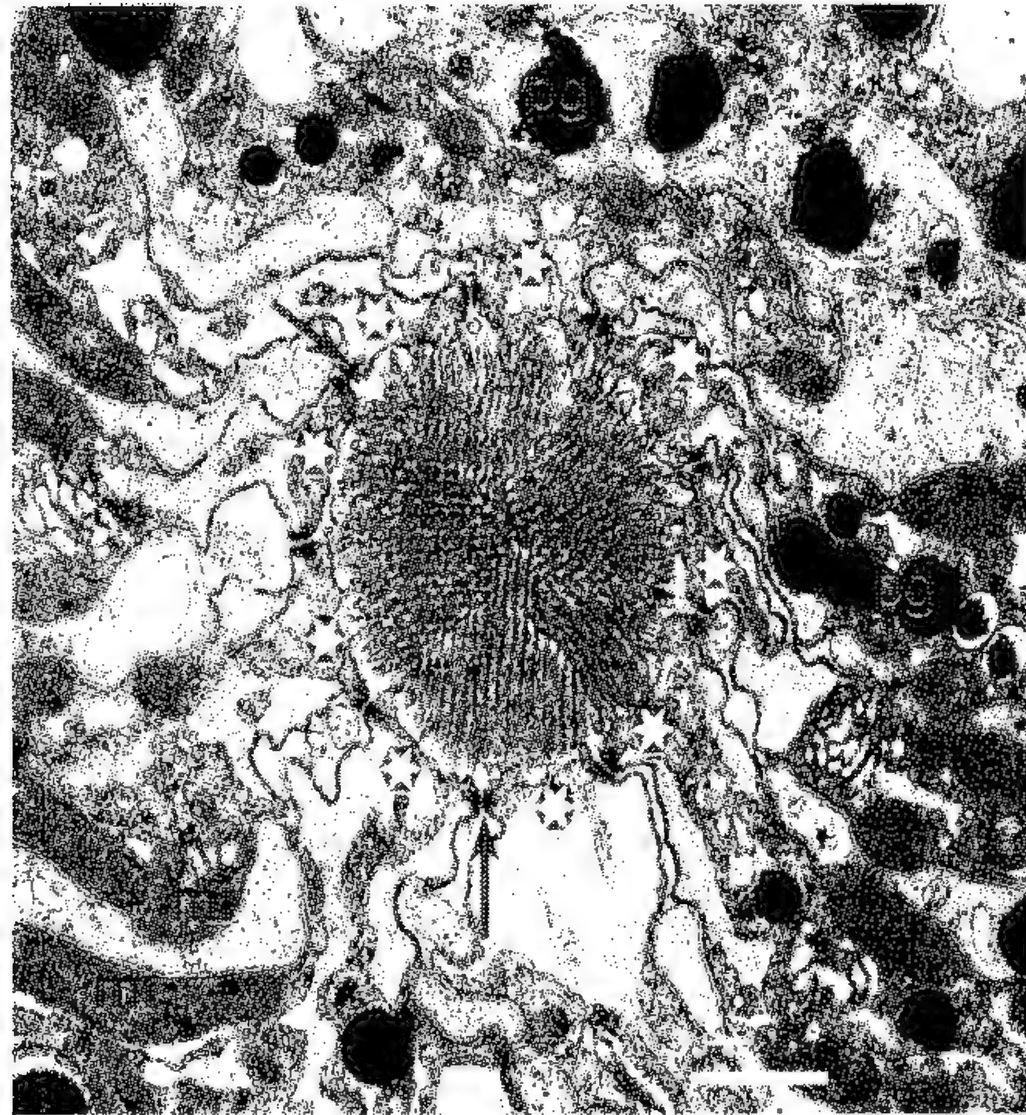
(ج) قطاع عرضي بالقرب من محيط منطقة المخروط البللوري (cc) من أربع خلايا ويحاط بخليتين صبغيتين أوليتين (ppc). في هذه المنطقة ، يوجد القليل من الحبيبات الصبغية (pg). وبالتالي فإن الخلايا الصبغية الأولية تحاط بغلاف من خلايا صبغية ثانوية (spc) يحتوي على حبيبات صبغية أكثر.



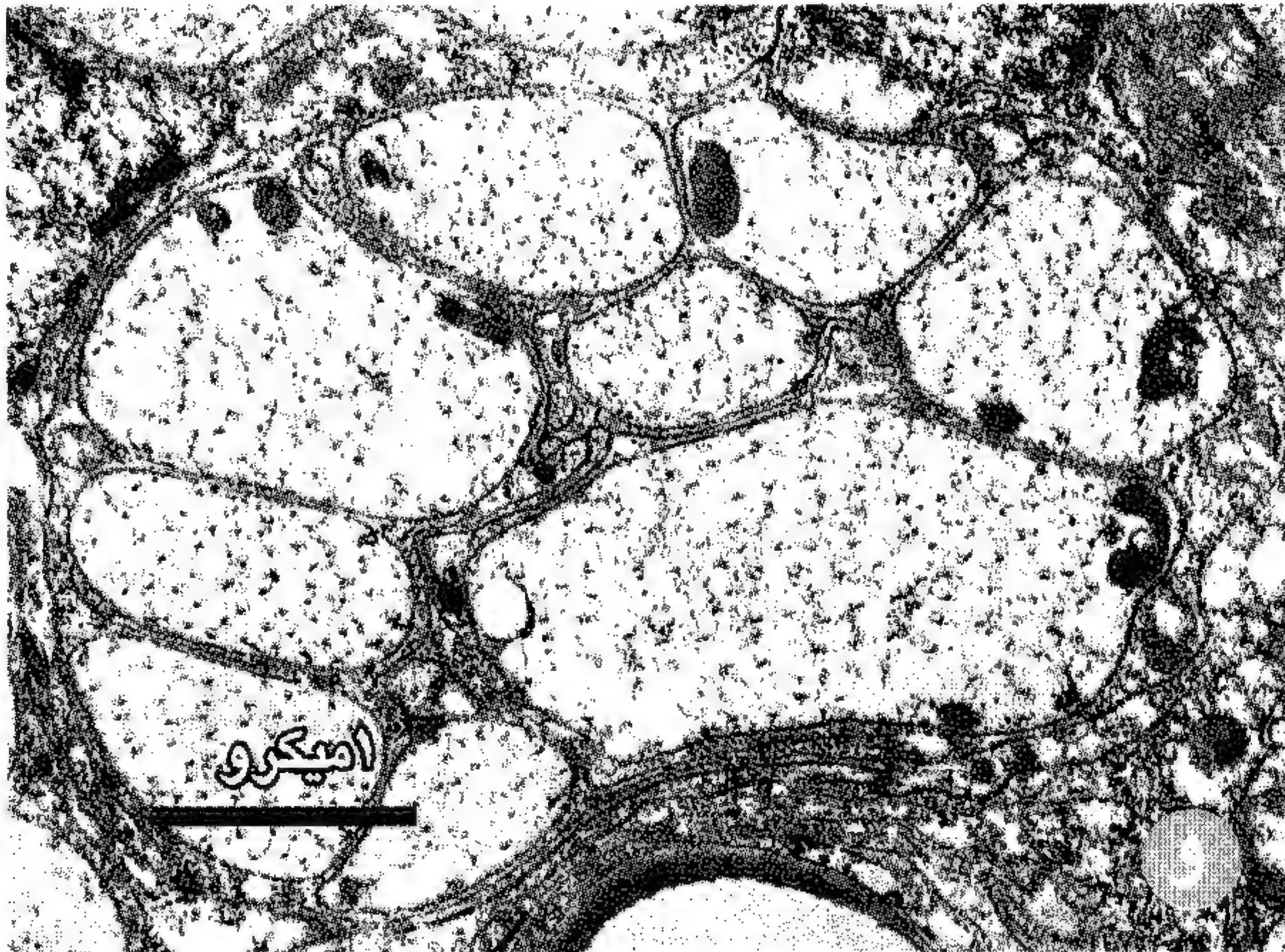
(د) قطاع عرضي خلال وحدة عينية يقع في ثلث المسافة للداخل من المخروط البللوري. في هذه المنطقة توجد ثمانية خلايا شبكية (١-٨)، كل وحدة ذات حافة متطورة تسهم مع القضيب البصري المركزي (rh). (انظرالشكل رقم ٢، ١١) لمعرفة تفاصيل هذه المنطقة). يحاط القضيب البصري بالأوعية الكيسية (ci) في العين التي تكيفت على الظلام. تحتوي الخلايا على كثير من الأجسام السبحية (mi)التي تقع حول حوافها. توجد القليل من الحبيبات الصبغية الصغيرة (spg) عند هذا المستوى تحاط الخلايا بخلايا صبغية ثانوية (spc) تحتوي على حبيبات صبغية كبيرة (pg).



(هـ) قطاع طولي خلال القضيب البصري لوحدة عينية. تشكل الحافة الداخلية لكل خلية من الخليتين ركام من الأنابيب الدقيقة الصغيرة هي الخملات الدقيقة (mi) كل واحدة في مقابل الأخرى وقريبة جدا منها ويلاحظ أن الخملات الدقيقة للخليتين تقع كل منها في مقابل الأخرى وقريبة جد منها (السهم رقم ١) يمكن رؤية الخملات الدقيقة للخلية الشبكية الثالثة عند قمة القطاع (السهم رقم ٢) تقع جزيئات الصبغة البصرية في غشاء كل خملة دقيقة.



(ز) قطاع عرضي خلال وحدة عينية من الحافة الظهرية للعين حيث يبلغ طول الخلية التاسعة طول الثمانية خلايا الأخرى وبالتالي تساهم في القضيب البصري (rh) على طوله بالكامل. تعني كل نجمة خلية شبكية. تتصل حدود كل خلية من الخلايا بالدسموسومات (الأسهم) الملاصق للقضيب البصري. لاحظ وجود الحبيبات الصبغية (pg) والأجسام السبحية(mi).

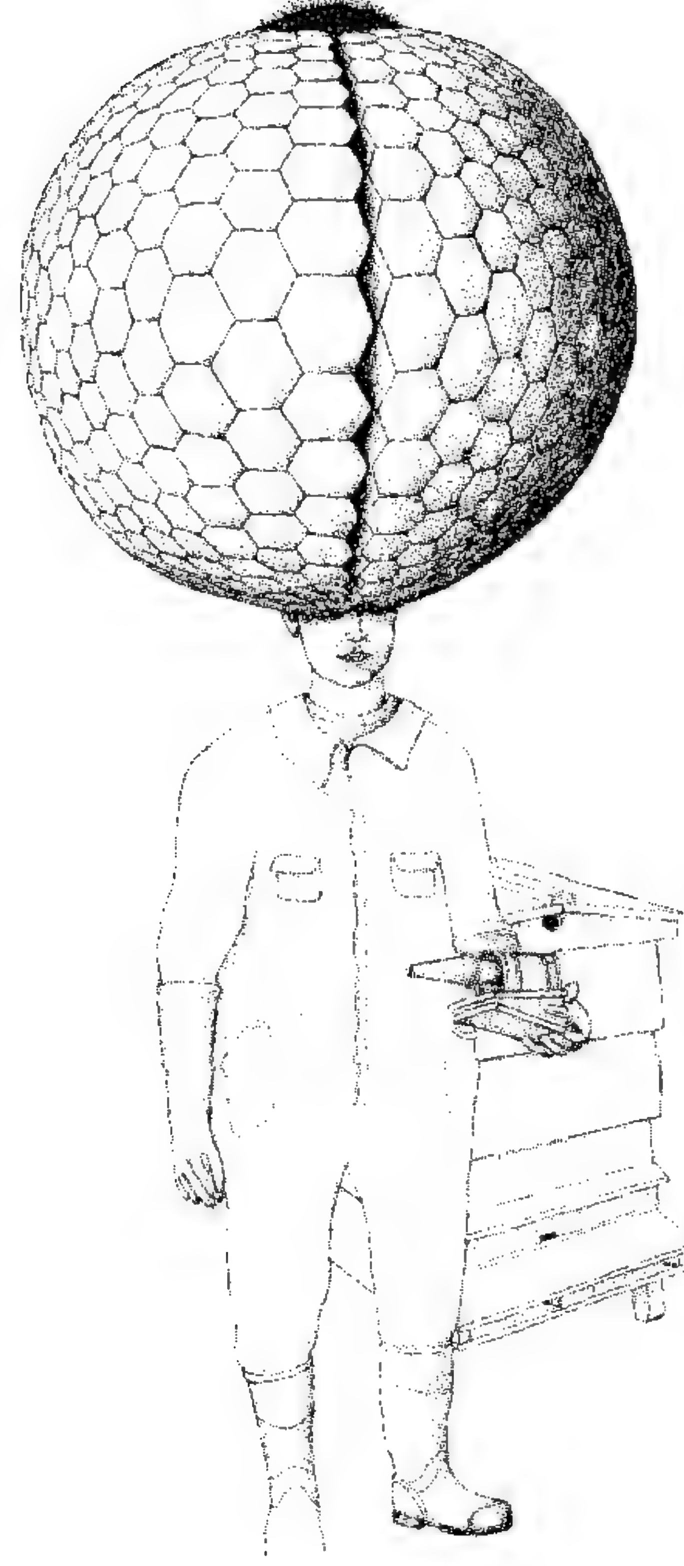


(و) قطاع عرضي في محاور الخلية الشبكية التاسعة حيث يخرجوا من الوحدة العينية تحت الغشاء القاعدي.

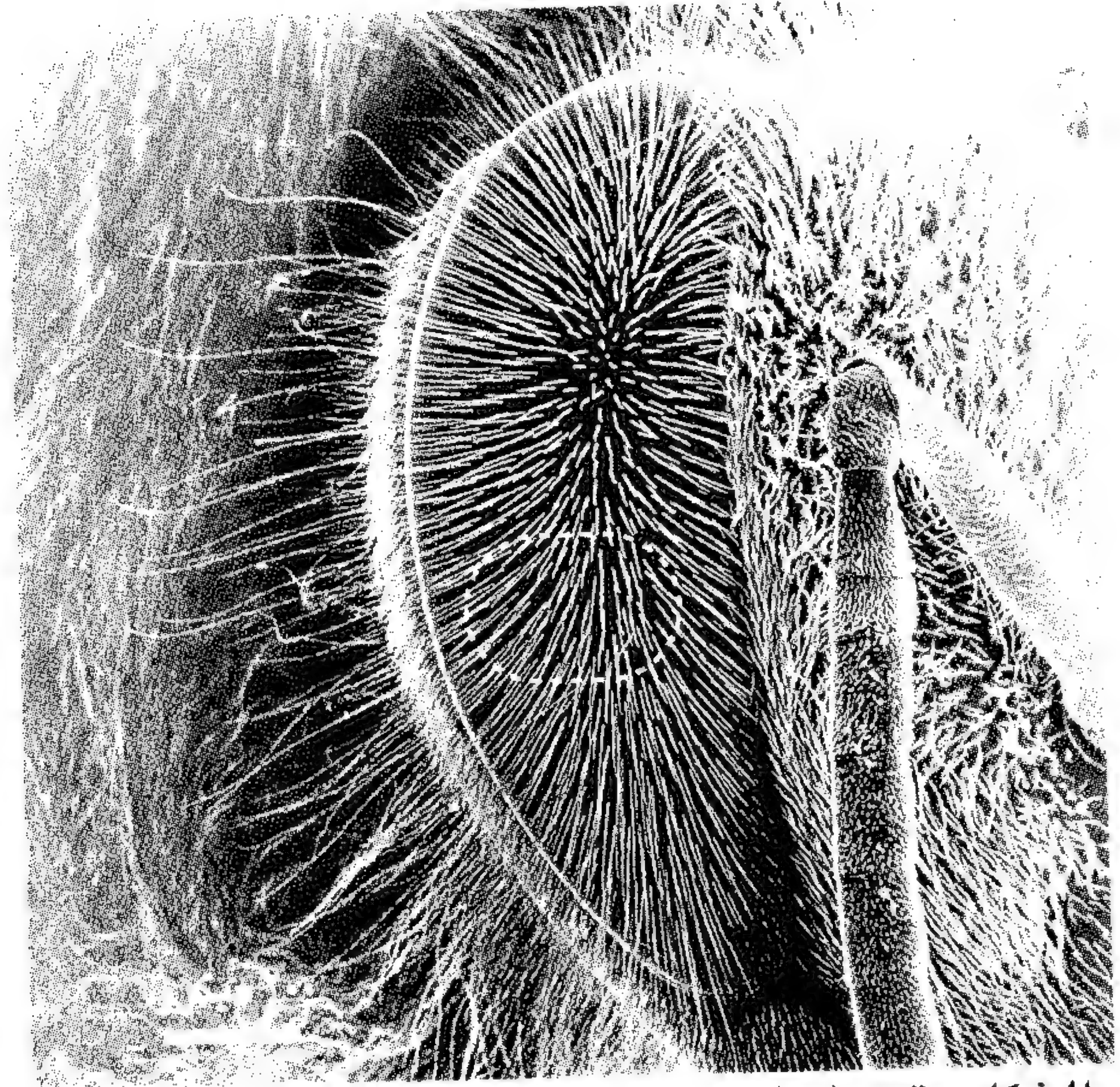
لماذا يكون التبدد المكاني فقيراً جداً في العين المركبة ؟

تعتمد قدرة أي عين على التبدد لجزء من كل على عاملين : دقة فسيفساء وحدات المستقبل التي تعاين الصورة ، ونوعية الصورة التي يصل عناصرها إلى هذه الوحدات . فإذا قامت العين بتبديد جزء من كل صورة فإن الفصل الزاوي بين وحدات المستقبل يجب أن يكون صغيراً. وفي حالة الإنسان، تكون عناصر الاستقبال هي القضبان والمخاريط. وفي منطقة العين ذات الرؤية الحادة توجد حفرة وتقابل العناصر زاوية من قوس دقيق تطل على مساحة من الحقل البصري مقدارها ١/٦٠ من درجة واحدة عرض. أما في عين النحلة تشكل الوحدة العينية ما يسمى باسم الوحدة العملية ، ويقاس الفصل الزاوي لعناصر الاستقبال بزاوية ما بين الوحدات العينية Interommatidial angle ، وعند قيمتها الصغرى تكون ١° (درجة واحدة) ولكنها غالبا ما تكون أكبر من ذلك ، مثلاً تتراوح ما بين ٢° -٤° في المنطقة البطنية وينتج عن رؤية حقول الوحدات العينية الصغيرة دخول ضوء أقل لكل وحدة عينية ، وبالتالي تركيز أقل في الصورة المتكونة ، ولكن تحتاج حساسية التباين أن تكون عالية لتميز الصورة السالبة الصغيرة[٥]. وتعوض بعض التحورات في العين رؤية حقول الوحدات العينية الصغيرة حيث يسمح قطر وحدة القرنية المتطاول بدخول مزيد من الضوء. وحيث أن خلايا المستقبلات الضوئية تكون أطول وأعرض في هذا الجزء من العين. فإنها تحتوي على حجم كبير من الصبغة البصرية . وينتج عن الزيادة في الحجم ضعف حساسية التباين للمنطقة البطنية للعين في ملكة نحل العسل وضعف ذلك في عين الشغالة.

بالرغم من أن العين المركبة في الحشرة لها تبدد مكاني نسبي، لا يجب الاعتقاد بأنها عضو يدعم النحلة بمعلومات ثانوية. وعموما يجب النظربعين الاعتبار لسلوك النحلة وبالتبعية باقي الحشرات الطيارة ، فمثلا سلوك التعقب أو المطاردة لإتمام عملية التلقيح في الذباب وإمساك حشرة الرعاش لفريستها تؤكد خدمة العيون لتحقيق هذه الأهداف. هذا من ناحية التبدد المكاني وفيما يلي بعض المعلومات عن التبدد الزماني.



الشكل رقم (٢,٧). :إذا كان لمربي النحل عين مركبة تشبه عين النحل الخاص به وفي نفس الوقت لكل عين نفس قوة التركيز الموجودة لدرجة غير ممكنة. اعتماد حجم العين على قوة التركيز المربعة في هذا النموذج من العين يعني أن لمربي النحل عين مركبة ذات قطر حوالي متر ليحقق نفس قوة التركيز في عين الإنسان. كل وحدة سداسية على الرسم تحوي حوالي عشرة آلاف وحدة عينية. والخط الوسطي الأسود يساوي مترا.(عن فاينبرج E.Feinberg و كيرشفيلد Kirsch feld عام ١٩٧٦).



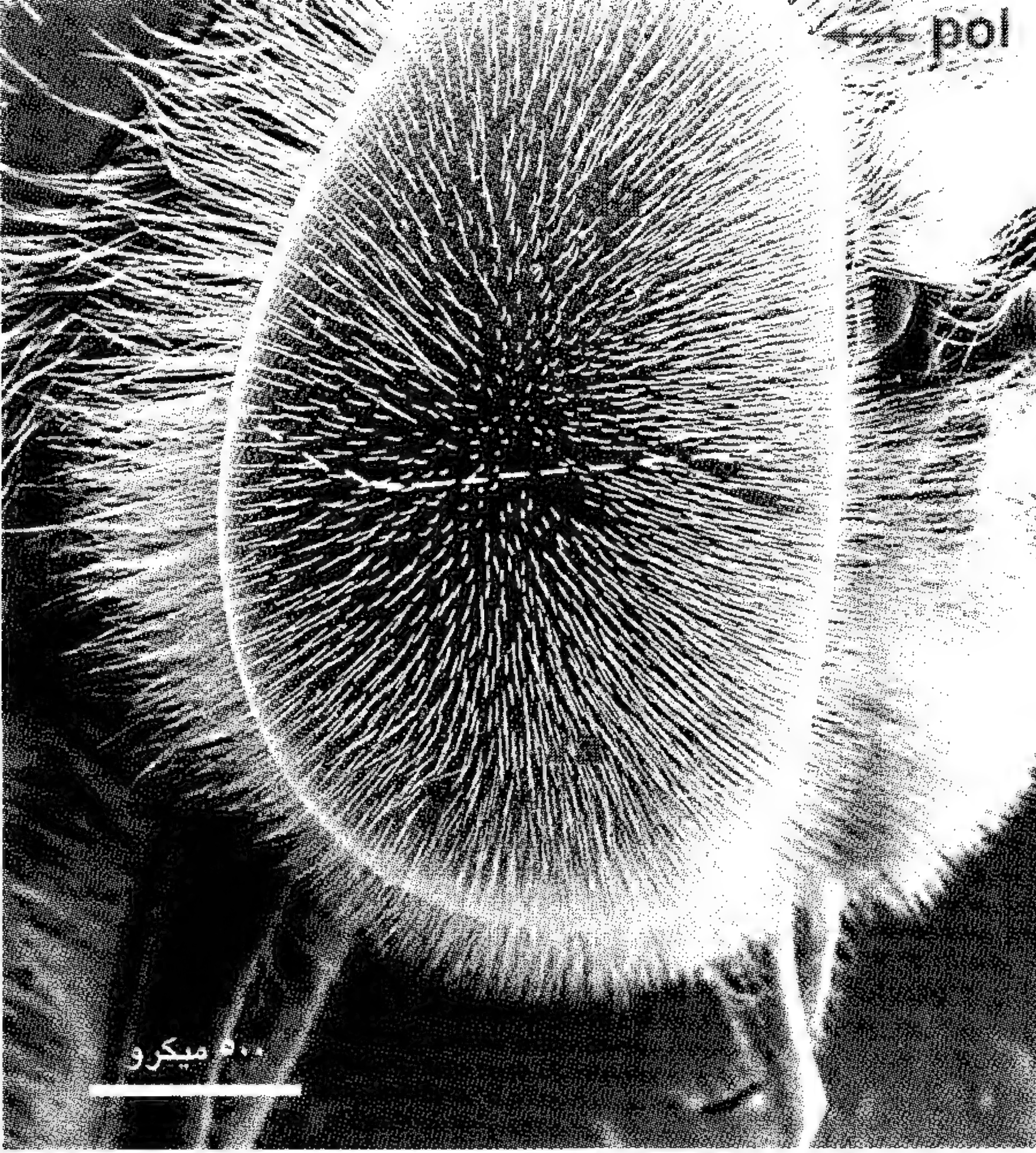
الشكل رقم(٢,٨). منظر جانبي لعين شغالة نحل العسل (للشغالة منطقة رؤية متواضعة الحدة متجهة للأمام وهي المحددة بالخط الأبيض المنقط)

التبدد الزماني :

في الحشرات التي تطير جيداً، مثل النحل والذباب والرعاشات ، يبدو أن لعيونها تبدد زماني أفضل من عيون الإنسان فإذا نظرنا إلى ضوء ذو ومضات بطيئة ، يمكن بسهولة أن تميز بين كل ومضة والتي تليها . أما إذا زاد معدل الومضات فإنه ستأتي لحظة يستحيل التمييز بين الومضات وتحديد عددها وكثافتها ويعتمدهذا التردد الاندماجي الحرج للومضات (بالإضافة إلى عوامل أخرى)على سطوع الضوء ، ويمكن تحديده بمدى يتراوح ما بين ٣٥-٤٠ ومضة في الثانية في الإنسان. ويرجع ذلك إلى البطء النسبي لاستجابة المستقبل الضوئي فالاستجابة للومضة الأولى لم تكن قد انتهت حتى تأتي الومضة التي تليه. ولهذا السبب فإننا نشاهد صورة مستمرة ومتحركة على شاشة جهاز التلفاز وعلى شاشة السينما ، ويظهر الضوء من أنابيب النور اللصفي (الفلورسنتي) ثابتاً ومستمراً وغير متقط. وتجدر الإشارة أن الحشرات التي يمكنها الطيران سريعاً لها معدل تردد اندماجي للضوء المتقطع عالي . وفي حالة الضوء الساطع أمكن تسجيل قيمة تردد عالية فيه حيث تصل إلى ١٥٠ ومضة في الثانية ، أو حتى ٢٠٠ ومضة في الثانية ، وهذا يعني أن الذبابة أو النحلة يمكنها أن ترى ومضات النور اللصفي. ويعتبر معدل الاندماج العالي للومضات نتيجة للتداخل بين النشاط الكهربي لخلايا المستقبلات الضوئية والخلايا التي تقع تحت الطبقة العصبية للعين. ومن مميزات الاستجابة السريعة هنا أنها تساعد الحشرات الطيارة على تحليل الأشياء التي تراها وتمنع التلوث بأي مادة تدخل العين. وهذا هو الطريق لتعويض التبدد المكاني الفقير بالرغم من أن الحدة المكانية الحقيقية للعين لم يتم إثباتها حتى الآن.

ثانياً: رؤية الألوان في النحل
Colour vision in bees

تعتمد النحلة على حبوب اللقاح والرحيق الموجودين بأزهار النباتات في غذائها. وكمصدر للغذاء، لا تعول النحلة على الأزهار كثيراً، فما تقدمه هذه الأزهار للنحلة يختلف باختلاف موسم الزراعة



الشكل رقم (٢,٩). كما هو الحال في ذكور كثير من أنواع الحشرات، لذكر نحل العسل منطقة ممتدة تشكل منطقة الرؤية الحادة (da)تتجه للأمام ولأعلى (محددة بخط أبيض منقط). هذه المنطقة من العين تحدد وتتعقب الملكة كجسم صغير متحرك في السماء. تحقق عدد من التخصصات الحدة وتختص بها هذه المنطقة المتخصصة في الذكر (انظر المتن). تتخصص منطقة صغيرة عند الحافة الظهرية للعين (pol) في إظهار الضوء المستقطب. أما المنطقة البطنية فإنها تشابه تلك الموجودة في الشغالة.

وعادة باختلاف الفترة الزمنية خلال اليوم الواحد. هذا التغيير في مصدر الغذاء يتبعثر حول بيئة النحلة. وتحتاج النحلة إلى استراتيجية سروح ذات كفاءة عالية إذا كانت بحاجة إلى جمع كمية وفيرة من الغذاء بدون اختبار كل نبات مزهر في الجوار ومن الواضح أن الحشرات ذات التفضيل الثابت لمصدر الغذاء سيقع عليها الضرر إذا تغيرت مصادرها ومن ناحية أخرى، فإن أفراد الحشرات لا يمكنها أن تتحمل الوقت والطاقة لزيارة كل النباتات الموجودة بالجوار لانتخاب أحسنها، حيث لا يمكن للنحل السارح أن يزورها كلها في أي وقت من اليوم. وتقر كثير من أنواع الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة Hymenopetra استراتيجية تسمح بجمع الغذاء من معظم المصادر المفيدة الموجودة في الجوار، بينما تحافظ جنباً إلى جنب على الظروف المتغيرة في الأزهار الأخرى. وقد لوحظ أن بعض أفراد الحشرات

تحدد زيارتها لنوع واحد من النباتات، ويعرف هذا السلوك باسم الثبات الزهري Flower constancy، ولو أنه توجد قليل من أنواع النباتات الأخرى التي يمكن أن تتناول منها هذه الحشرات القليل من الغذاء. وفي هذا الصدد، تصبح الحشرات سريعاعلى علم إذا ما كان نوع النبات الأساسي المفضل لها قد أصبح أقل تواجداً في البيئة عن باقي الأنواع الثانوية، حيث تتحول الحشرات إلى نباتات النوع الأكثر فائدة لها، بالمقارنة بباقي الأنواع النباتية الأخرى الموجودة في البيئة. في نحلة العسل، حيث توجد كثافة عددية من الشغالات داخل الخلية وأفراد عديدة من النحل الاستكشافي السارح، تصبح الطائفة ككل لديها معلومات عن مدى تذبذب الظروف البيئية من تنوع نباتي على مساحة شاسعة تحيط بها إن التقارير التي تسجل مدى استيعاب الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة للتعلم، والمرتبطة بقدرة نحل العسل للوصول إلى المكان ذو المصدر الغذائي الجيد له يبين أن هذه الحشرات يمكنها استثمار واستغلال هذا المصدر الموجود بالجوار بكفاءة عالية.

ولكي يصبح هذا النوع من سلوك السروح ناجحاً، يجب أن يكون للنحلة جهاز حسي يسمح لها بالتمييز بين زهرة نوع من النباتات و زهرة النوع الآخر. ويتميز النبات المزهر ببعض المواصفات الظاهرية منها الحجم والشكل واللون والتماثل الزهري ورائحة الزهرة ومكان وارتفاع النبات وانتشار وتوزيع الأزهار عليه. ومن المعروف أن الشكل والرائحة تستعملها النحلة كأدوات تعارف ولكنهما يعطيان للنحلة تبدد مكاني ضعيف، كما أن هناك حقيقة مفادها أن الروائح قد تختلط مع بعضها في الجو المحيط أو تنتشر فيه لمسافات تبعد عن النبات، لذلك فإن العامل الأكثر فاعلية للتعرف على مكان الزهرة عن بعد هو اللون. فهل النحل يرى الألوان؟ لقد اعتقد النحالون لفترة طويلة في ذلك حيث وضعوا علامات ذات ألوان مختلفة على الخلايا لمساعدة الشغالات العائدة من السروح للتعرف على خلاياها.

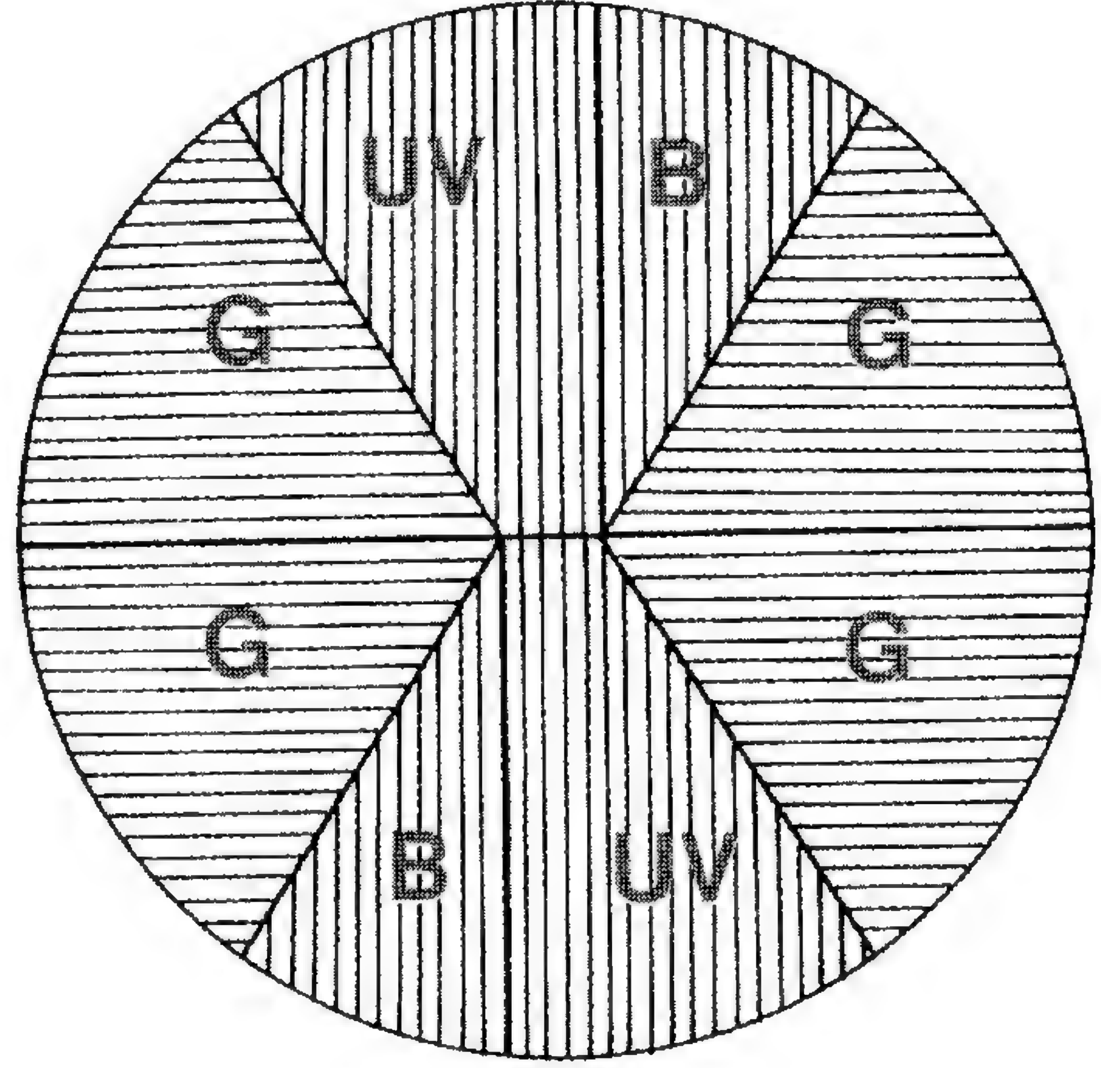
برهان أن النحل يمكنه رؤية الألوان:

بداية من تجارب كارل فون فريش Karl Von Frisch عام ١٩١٤ [١٠] والتي استمرت لعدة سنوات، أجريت العديد من الدراسات التي أوضحت أن النحل يرى الألوان مفضلا ذلك على التغيرات في السطوع. ومن منطلق الحقيقة التي مفادها أن النحل يتعلم تكرار الزيارة للمكان المستهدف، قام فان فريش بتدريب نحلة على زيارة مربع أزرق على رقعة شطرنجية ذات مربعات رمادية اللون عديدة الظلال. وكان وضع المربع الأزرق يتغير على فترات منتظمة للتأكد من أن النحل لم يتدرب على وضع أو مكان محدد. وفي إحدى المرات، عندما كان النحل في زيارة دورية تم إزالة طبق التغذية الزجاجي المحتوي على محلول فسيولوجي، وتم تبديل المربع الأزرق بمربع آخر أزرق مماثل للسابق ونظيف مع تغطية لوحة الرقعة الشطرنجية بقطعة من الزجاج وبالتالي لإزالة أي روائح منبعثة، ووضع على قمة أي مربع طبق تغذية نظيف وفارغ. وقد لوحظ تدفق النحل على المربع الأزرق الخالي من الغذاء والموجود على الرقعة الشطرنجية. وحيث أن محاولات تدريب النحل على ظل اللون الرمادي بالرقعة ذات المربعات الرمادية قد باءت بالفشل، فإنه يمكن استنتاج أن النحل يعي ويدرك بحواسه المكان الأزرق كلون، وليس كظل رمادي. وقد استمرت محاولات تدريب النحل على مربعات ذات ألوان أخرى حيث كررت الطريقة السابقة باستعمال ضوء ملون له موجات ضوئية محددة ومعروفة. وقد وجد أن النحل قد تدرب على المربعات الحمراء مندمجة مع المربعات السوداء والرمادية الداكنة. ويظهر من ذلك أن النحل أعمى بالنسبة للون الأحمر. وعلى كل حال، فإن استعمال الضوء الملون ذات أطوال الموجات المعروفة في محاولات التدريب قد سمح للباحث معرفة أن الطيف المرئي للنحلة كبير كما هو الحال في الإنسان، باستثناء أنه يمتد لاحقا في نهاية طول الموجة القصيرة للطيف، بمعنى المنطقة فوق البنفسجية وينقطع عند نهاية أطول طول موجة (النهاية الحمراء). ويتراوح الطيف المرئي للنحلة من حوالي ٣٠٠ إلى ٦٥٠ نانومتر، بينما في حالة الإنسان فإنه يتراوح ما بين ٣٧٠ إلى ٧٥٠ نانومتر (النانومتر هو مقياس طول الموجة للضوء وهو يساوي واحد على مليون من المليمتر). لذلك فإن النحلة يمكنها أن ترى نهاية الطيف فوق البنفسجي (أطول موجات من ٤٠٠ نانومتر إلى ٣٢٠ نانومتر شاملة فوق البنفسجية

القريبة أو الحزمة "أ" فوق البنفسجية UV-A band، وأطوال موجات من ٣٢٠ نانومتر إلى ٢٨٠ نانومتر شاملة الحزمة "ب" فوق البنفسجية UV-B band. ويلاحظ أن الضوء في الحزمة "ب" فوق البنفسجية ذو طاقة عالية، لذلك يمكن أن يسبب تلف لجزيئات البروتين). ومن المعروف أن النحلة يمكنها أن ترى الأشعة فوق البنفسجية القريبة كلون متميز وواضح وذلك من خلال تجارب السلوك، ولكن لا توجد بيانات عن مدى تماثل هذا اللون في النحلة.

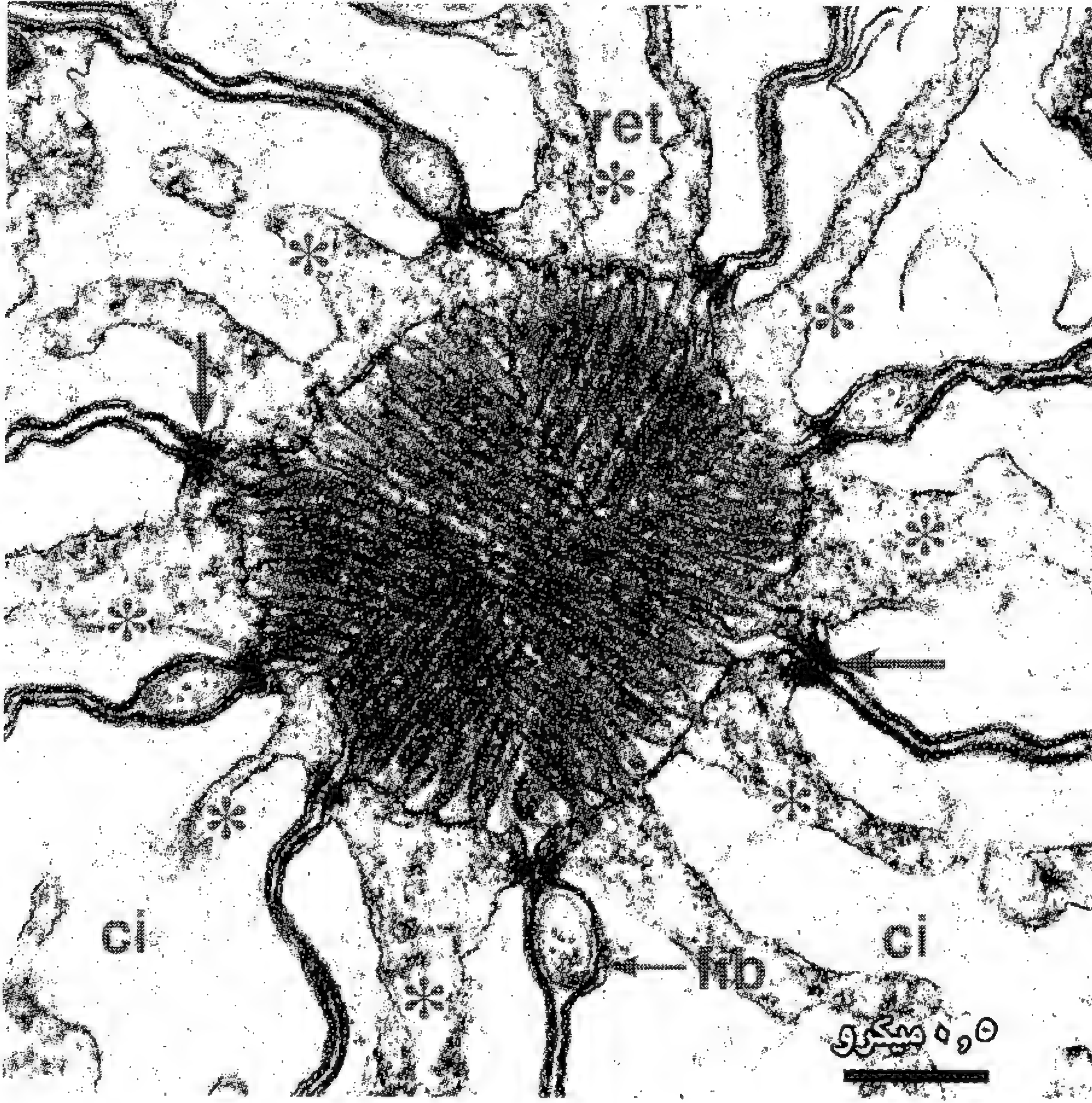
آليات أسس رؤية الألوان

في بداية القرن التاسع عشر، وجد توماس يونج Thomas Young الذي اختبر رؤية الألوان في الإنسان، أنه إذا أضاء مجال اختبار صغير دائري بضوء وحيد اللون (ذو طول موجة واحدة)، فإنه يمكن أن يضاهي ذلك تماماً وبدقة إضاءة مجال اختبار آخريكون من خليط من ضوء ذي ثلاثة أطوال موجات وحيدة اللون. فمثلا، إذا أضاء مجال



الشكل رقم (٢,١٠). :قطاع عرضي خلال القضيب البصري لوحدة عينية في شغالة نحل العسل في منطقة الخلية الثامنة. التخطيط العرضي يوضح صف الخملات الدقيقة في كل خلية المكونة القضيب البصري قمة الحساسية الطيفية لكل خلية موضحة. يوجد ثلاث خلايا بقمة حساسية حوالي ٣٤٠ نانومتر (خلايا فوق بنفسجية uv).أحد هذه الخلايا هي القصيرة أو الخلية التاسعة وهي غير مرئية على هذا المستوى. توجد خليتان ذات قمة حساسية حوالي ٤٦٣ نانومتر في المنطقة الزرقاء للطيف الضوئي (الخلايا الزرقاء B) أما باقي الخلايا الأربعة فلها قمة حساسية حوالي ٥٣٠ نانومتر (الخلايا الخضراء G).

الاختبار بضوء طول موجة ٥٠٠ نانومتر يمكن أن يضاهي ذلك بإضاءة مجال الاختبار الآخر المكون من ضوء خليط في أطوال موجاته عند ٦٤٠,٥٦٠,٤٢٠ نانومتر. وقد استكمل عالم الفيزياء الألماني هيلمهولستHelmholst هذا البحث، واقترح أنه طالما أي لون يمكن أن يضاهي بخليط من ثلاثة ألوان آخرين فإن رؤية الألوان تحتاج إلى وجود قنوات حساسة من ثلاثة ألوان بالعين [١١]،[١٢]. وحيث أننا يمكن أن نرى الألوان في الضوء الساطع فقط عندما تعمل المستقبلات المخروطية في نقرة العين Fovea ، فإن القنوات الثلاثة السابق ذكرها يفترض أن تقع داخل المخاريط. وقد أظهرت الدراسات الحالية أن مخاريط شبكية العين في الإنسان تحتوي

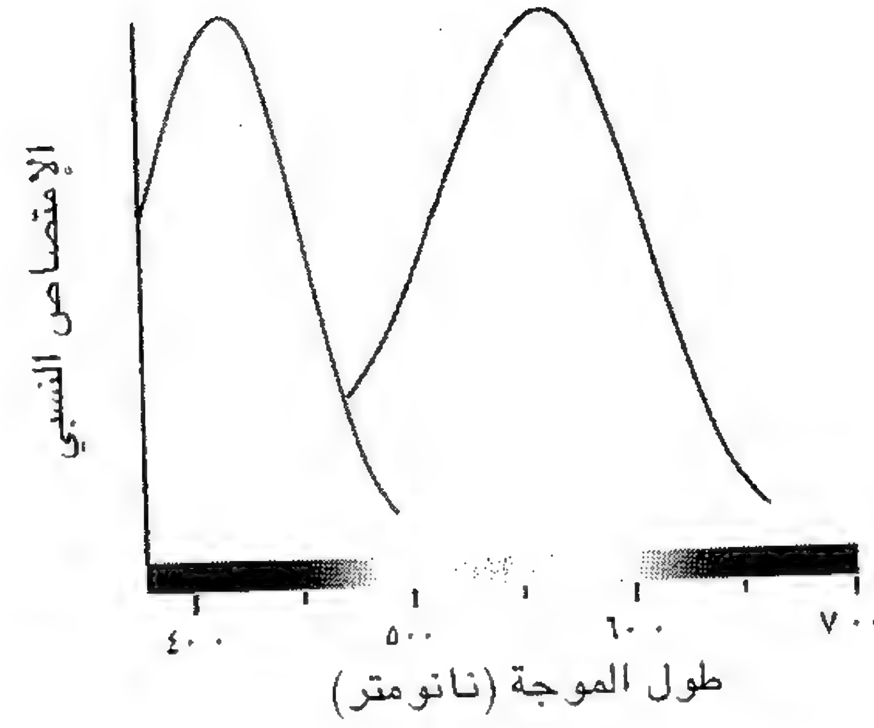


الشكل رقم (٢,١١). قطاع في القضيب البصري بالمجهر الماسح الإلكتروني عند مركز الخلايا الشبكية الثامنة للوحدة العينية. ترتبط الخلايا بتراكيب تعرف بالدسموسومات (الأسهم) التي تجعل من السهولة عد عدد الخلايا الشبكية (ret) (النجوم) والتي تعتبر امتدادات من خلايا المخروط البللوري المحتوية على عدد قليل من الأنابيب الدقيقة والتي تستمر بقدر ما إلى الغشاء القاعدي مع أن بعض الباحثين قد ذكروا أنها تستمر أيضا لتربط المخروط البللوري بالخلايا الشبكية (٤) ويلاحظ أن الأوعية الكيسية (ci) (التراكيب التي تشبه الفراغات) تقع متاخمة للقضيب البصري في هذه العين التي تكيفت على الظلام وتتجمع الخملات الدقيقة الخاصة بالحد الداخلي لكل خلية مع بعضها لتكون القضيب البصري والذي يمكن رؤيته بوضوح في هذا الشكل.

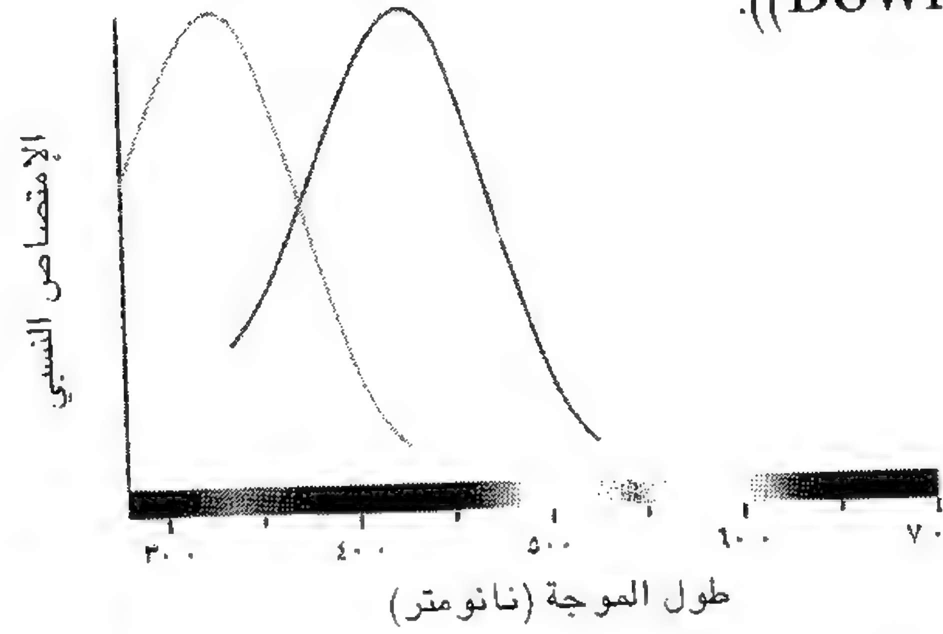
على حبيبات صبغية بصرية حساسة ، وتبلغ أقصى درجة حساسيتها في ثلاث مناطق من الطيف البصري. فبعض المخاريط تحتوي على صبغة تصل إلى أقصى حساسية لها عند حوالي ٤٣٠ نانومتر (المخاريط الزرقاء) ، وبعض المخاريط الأخرى تحتوي على صبغة تبلغ أقصى حساسية لها عند حوالي ٥٣٠ نانومتر (المخاريط الخضراء)، وباقي المخاريط تحتوي على صبغة تصل إلى أقصى حساسية لها عند حوالي ٥٦٠ نانومتر(المخاريط الحمراء) [١٣]،[٣٧]. (الشكل رقم ٢,١٢). وقد أظهر قياس كمية الضوء الممتص بواسطة الحبيبات الصبغية عند كل طول موجة أن منحنيات الامتصاص عريضة مع وجود تداخلات بينها. أما الضوء ذو الطيف الواسع المدى مثل ضوء الشمس فإنه ينبه كل الأنواع الثلاثة من المخاريط بدرجة متساوية تقريباً. ولا يمكن للإنسان أن يميز بين استجاباتها حيث يمكن رؤية الضوء أبيضا وليس ملوناً. ويرجع إدراك الإنسان الحسي باللون في البداية إلى التنبيه غير المتساوي للثلاثة أنواع من المخاريط داخل الشبكية ، حيث يعتمد اللون المرئي على الإتساقات النسبية التي بها يتم تنبيه المستقبلات الثلاثة.

الثلاثة ألوان في النحل

إن الميكانيكية الأساسية لرؤية الألوان في عين النحلة هي نفسها التي تحدث في عين الإنسان بالرغم من أن الألوان التي يتم إدراكها بواسطة النحلة تكون مختلفة بسبب تغير الطيف المرئي للنحلة تجاه أطوال الموجات الأقصر. فمن الممكن أن يوضع قطب تسجيل (الكترود) في كل خلية من خلايا المستقبلات الضوئية التسعة التي توجدفي كل وحدة عينية. ويتم قياس حجم الاستجابة التي تبديها الخلية عند تنبيه النحلة بومضات من ضوء وحيد اللون بهذه الطريقة يمكن قياس الطيف الممتص بحبيبات الصبغة البصرية في الخلية. ويوجد ثلاث قمم ذات حساسية مختلفة للخلايا في كل وحدة عينية : في الجزء البطني من العين تحتوي الوحدات العينية على ثلاث خلايا بقمة حساسية تصل إلى حوالي ٣٤٠ نانومتر (الخلايا فوق البنفسجية). إحدى هذه الخلايا هي الخلية التاسعة الصغيرة ، أما الخليتان الأخرتان فتبلغ قمة حساسيتهما في المنطقة



الشكل رقم (٢,١٢). قياس كمية الضوء الممتصة على موجات مختلفة عبر الطيف الضوئي بواسطة الصبغات البصرية للمخاريط البشرية الفردية من النقرة العينية ويظهر أن لكل صبغة مخروطية قمة امتصاص في واحدة من الثلاث مناطق: الزرقاء٤٣٠ نانومتر،والخضراء ٥٣٠ نانومتر، والحمراء ٥٦٠ نانومتر. إن منحنيات الامتصاص تبدو عريضة ومتداخلة بشكل ملحوظ بين المنحنين الأحمر والأخضر (عن بوميكر ٣٧ (Bowmaker J.K.)).

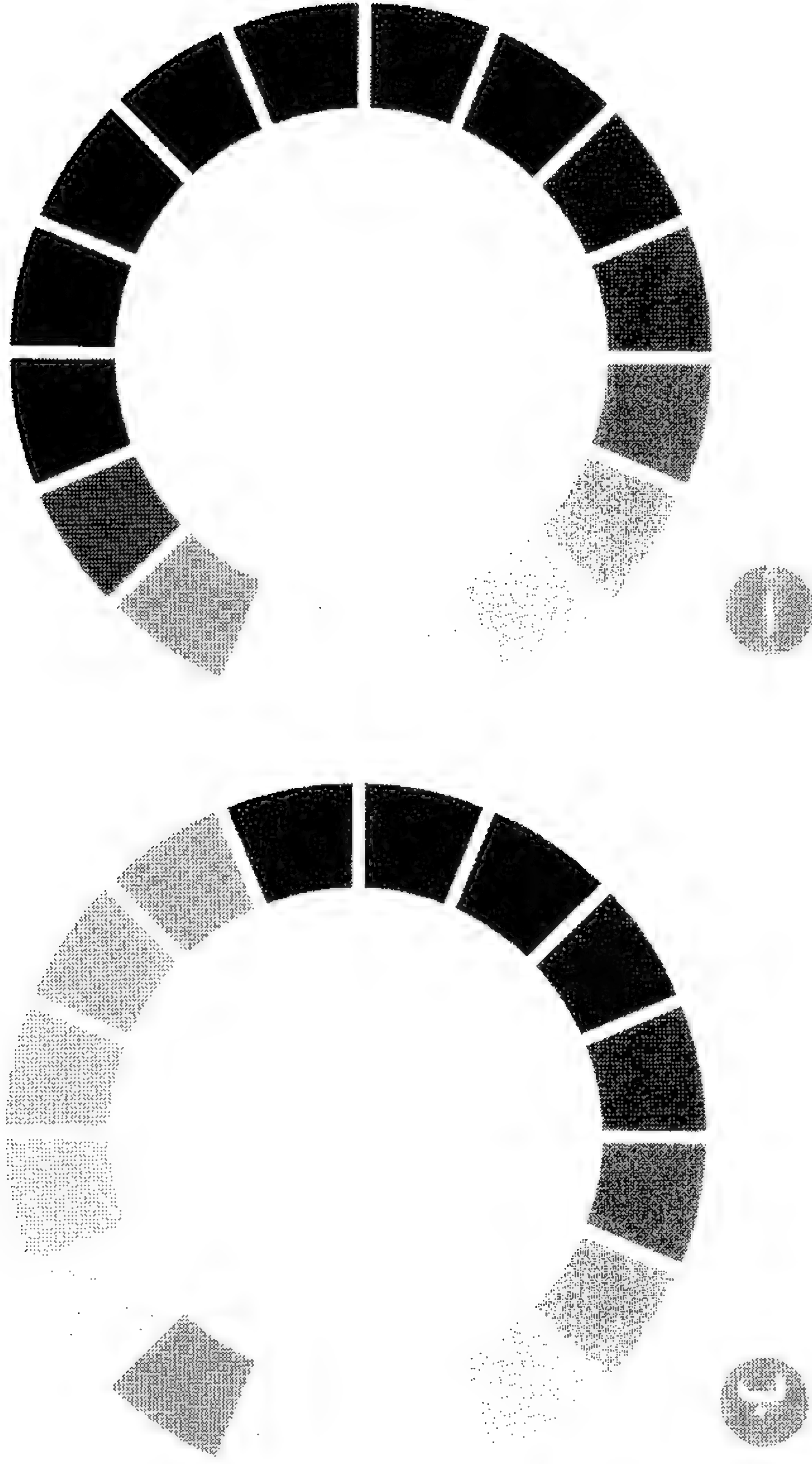


الشكل رقم (٢,١٣). قياس كمية الضوء الممتصة على موجات مختلفة عبر الطيف الضوئي بواسطة الخلايا الشبكية الفردية في الوحدات العينية لنحلة العسل. تدخل الكترودات دقيقة في خلايا المستقبلات الضوئية الفردية داخل الوحدة العينية. تتنبه العين بواسطة ومضات الضوء الكروماتيني الفردي ذو الطاقة المتساوية عبر الطيف الضوئي، ثم تقاس حجم الاستجابة الخلوية. كما هو الحال في الإنسان، للنحلة ثلاث قمم حساسية، ولو أن قمة استجابة النحلة تتغير على طول الموجة الأقصر. تحتوي كل وحدة عينية على ثلاث خلايا بحساسية قصوى للضوء فوق البنفسجي عند ٣٤٠ نانومتر وأحد هذه الخلايا يكون دائما الخلية التاسعة. يوجد خليتان ذات حساسية قصوى في المنطقة الزرقاء للطيف الضوئي عند ٤٦٣ نانومتر، وأربع خلايا ذات حساسية قصوى عند ٥٣٠ نانومتر في المنطقة الخضراء (عن مانزيل وبلاكيرز ١٤ (Manzel & Blakers)). لاحظ المنطقة فوق البنفسجية للطيف الضوئي ويوجد منحنى قمة الحساسية للخلايا فوق البنفسجية باللون الأرجواني الباهت ولكن هذا لا يعني أن النحلة ترى اللون الأرجواني في المنطقة فوق البنفسجية. وقد أظهرت الدراسات السلوكية أن النحلة تستقبل وتعي الضوء فوق البنفسجي كلون واضح ومتميز، ولكننا لا نعرف على وجه الدقة كيف يبدو هذا اللون بالنسبة للنحلة.

الزرقاء للطيف عند٤٦٣ نانومتر (الخلايا الزرقاء) ، وأربعة خلايا لها قمة حساسية عند٥٣٠ نانومتر (الخلايا الخضراء)[١٤](الأشكال رقم ٢,١٠؛ ٢,١٣). وهنا يمكن تكرار المعلومة التي مفادها أن منحنيات الامتصاص تبدو عريضة بدرجة ملحوظة مع بعض التداخلات (الشكل رقم ٢,١٣)، وأن الألوان التي تدركها النحلة تعتمد على التنبيه النسبي لهذه المستقبلات الثلاثة في المثال الأول. وبالرغم من اندماج حواف خلايا المستقبلات الضوئية التسعة مع بعضها لتشكل عمود بصري واحد داخل الوحدة العينية، فإن لكل خلية عصبها الخاص الذي يسير داخل الجهاز العصبي المركزي، أما الضوء الذي يجري تحت القضيب البصري فيمكن أن ينبه الثلاثة أنواع من الخلايا معتمداً في ذلك على تكوينه وهذه الاختلافات سوف يتم المحافظة عليها في المعلومات المرسلة مركزيا بواسطة كل عصب.

كيف يتم رؤية الألوان بواسطة النحل ومدى اختلاف ذلك عن الإنسان:

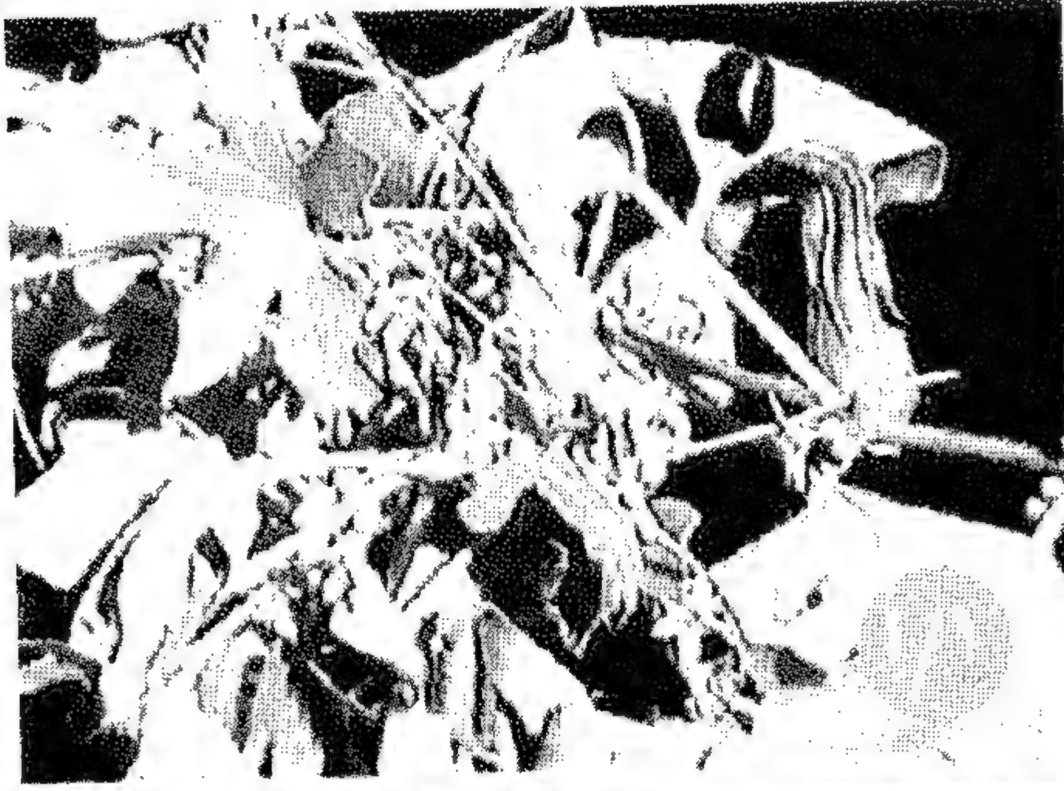
غالباً ما يوجد الطيف المرئي للإنسان كدائرة فيها الألوان المتماثلة في الإدراك والحس مرتبة بجوار بعضها البعض (الشكل رقم ٢,١٤أ). لذلك، إذا بدأنا باللون الأحمر في هذا الشكل وتحركنا في اتجاه عكس عقارب الساعة فإن الألوان تزيد في اصفرارها وتمر من خلال البرتقالي إلى اللون الأصفر النقي. أما عند الحركة للأمام فإن الألوان تزداد اخضراراً حيث يختفي تماماً اللون الأصفر لليسار ونصل إلى اللون الأخضر الداكن النقي. عند الاستمرار حول الدائرة، يبدأ اللون الأزرق في الظهور ثم يتحول الأخير إلى اللون البنفسجي. وتقفل الدائرة بخليط من اللونين البنفسجي والأحمر مكوناً لوناً يطلق عليه الأرجواني، وهو لون لا يوجد ضمن ألوان الطيف. وتشكل مقاطع الدائرة التي تعاكس الواحدة الأخرى أزواج الألوان المتممة لبعضها مثل الأحمر والأخضر، الأزرق والأصفر، ويمكن أن يظهر الطيف المرئي للنحلة أيضا كدائرة لونية (الشكل رقم ٢,١٤ب)[١٥]، وفي هذه الحالة تمتد لأسفل إلى ٣٠٠ نانومتر بأطوال موجات أكبر عند النهاية الحمراء لفقدان الطيف. وتقفل الدائرة اللونية للنحل بخليط من الضوء الأصفر

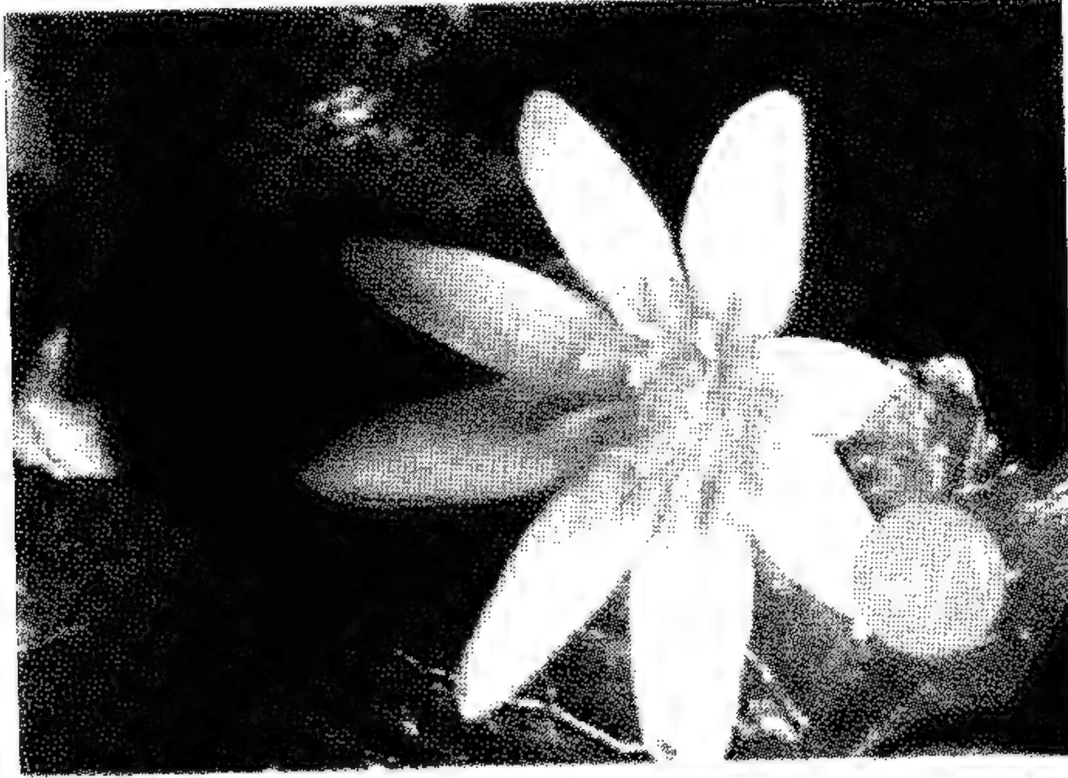


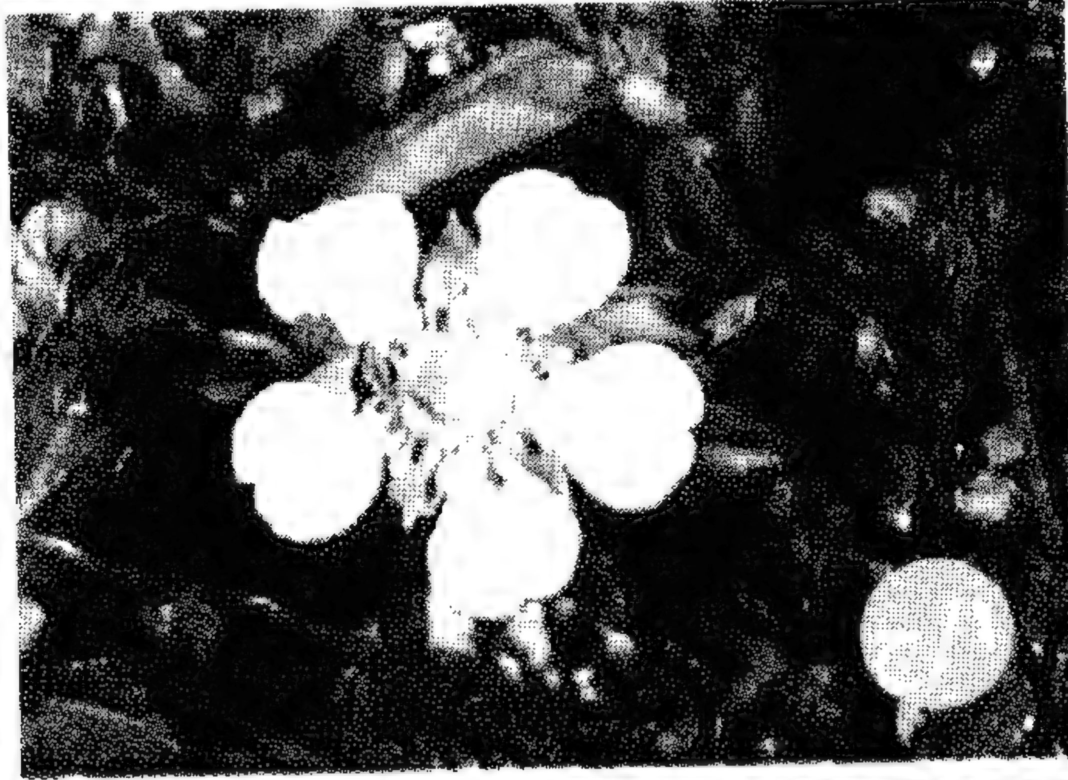
الشكل رقم (٢,١٤).
(أ) الطيف الضوئي في الإنسان ويبدو على هيئة دائرة.
(ب) الطيف الضوئي في النحلة ويبدو على هيئة دائرة لونية.

وفوق البنفسجي مكوناً اللون المعروف الأرجواني – النحلى Bee– Purple. وبالرغم من عدم قدرتنا على رؤية الضوء تحت البنفسجي بأنفسنا ، فإنه يمكننا أن ننتج مخاليط من ضوء فوق البنفسجي مع ضوء ذو أطوال موجة آخر، وباستخدام تجارب التدريب يمكن تحديد ما إذا كانت النحلة يمكنها تمييز هذه المخاليط. بهذه الطريقة يمكن ملاحظة أن النحلة ترى اللون الأرجواني – النحلي بوضوح، ومرة أخرى يمكن القول أنه لا يعرف للآن كيفية ظهور هذا اللون للنحلة. تعكس الأزهار ضوء لون واحد فقط، وكثير منها يعكس بعض الضوء فوق البنفسجي. وسوف تبدو هذه الأزهار بمظاهر مختلفة في النحلة عنها في الإنسان. بالنسبة لنا، تظهر أزهار كثير من أنواع النباتات التابعة للفصيلة النجمية Asteraceae باللون الأصفر (الشكل رقم ٢,١٥). وهذه الأزهار تعكس اللون فوق البنفسجي في بعض المساحات مثل اللون الأصفر، وهذه المساحات سوف تبين اللون الأرجواني– النحلي للنحلة ، وتظهر الحلقات المتحدة

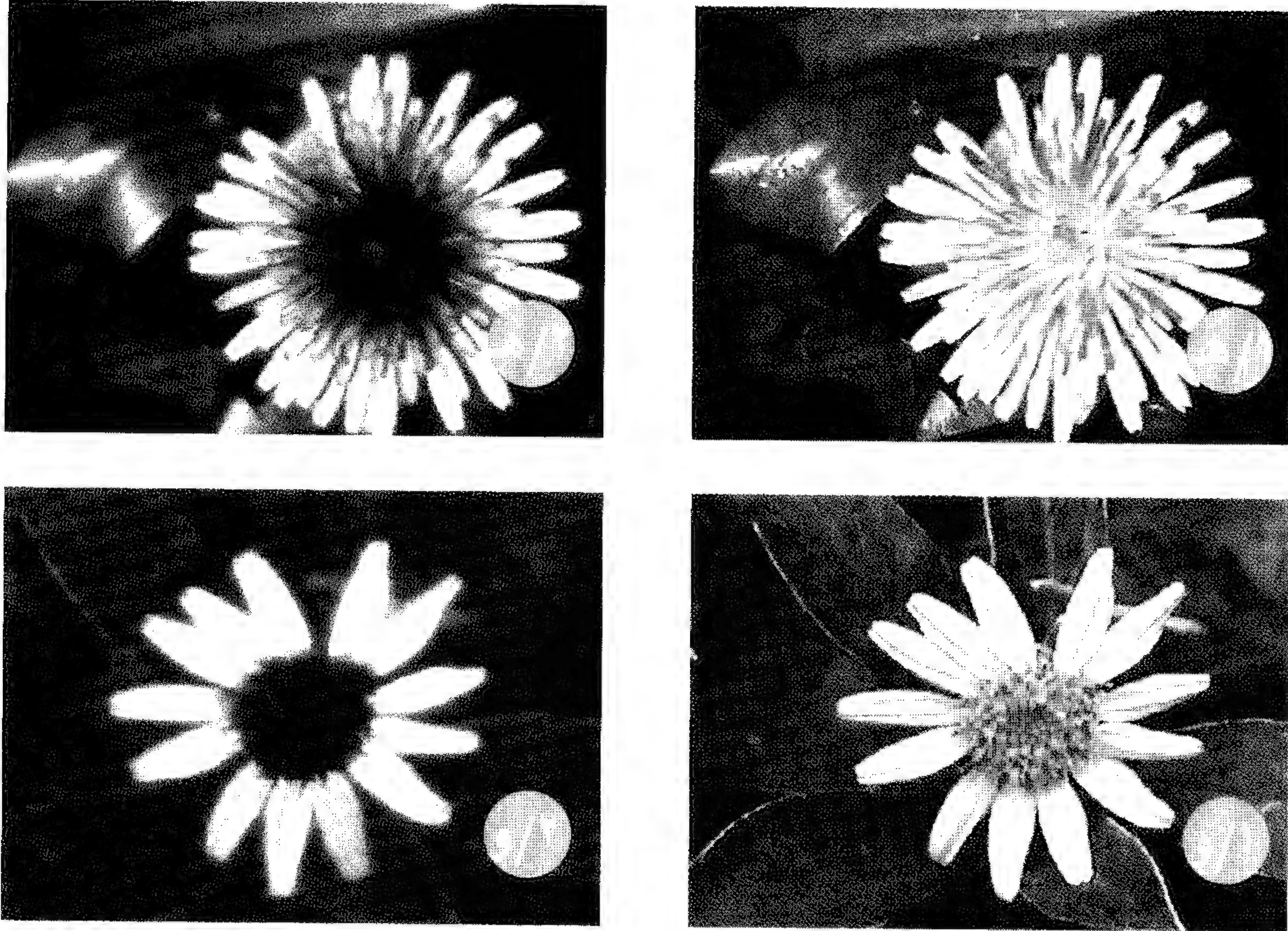
المركـز للزهيرات الصغيرة المكونـة للزهرة في بعض أنـواع الفصيلة النجمية باللون الأصفر بالنسبة لنا، ولكن الزهيرات الصغيرة الخارجية تعكس بقوة الضوء فوق البنفسجـي. ولذلك فإن النحلـة سوف ترى حلقة خارجية للـون الأرجواني -النحلـي وقرص مركزي مـن اللـون الأصفر. وتظهر بتـلات أزهـار النباتات مـن النوع *Rudbeckia sp.* (التابـع لنفس الفصيلة) مقسمـة بالنسبة للنحلة حيث تبـدو الأنصاف الخارجية عاكسـة للون فوق البنفسجي (انظر الشكل رقم ٢،١٥) لرسم الانعكاسات فـوق البنفسجية في هذه الأزهار). ويمكـن للنحـل أن يميز بـين الأزهـار الأرجوانية - النحليـة معتمداً علـى الكميات النسبية فـوق البنفسجية المنعكسـة [١٥]. و يلاحظ أن أزهار اللفت *Brassica napus* وخردل الحقـل *Brassica campestris* وخردل الشيح *Erysimum cheiranthoides* تشبه بعضها البعض في الشكل وفي اللون الأصفر بالنسبة









الشكل رقم (٢,١٥). صورت ستة أزهار أولا في حالة ضوء النهار العادي (١،أ : ١،ب : ١،ج : ١،د : ١،هـ : ١،و) ثم صورت من خلال فلتر فوق بنفسجي الذي ينقل الضوء ذو أطوال الموجات التي تتراوح ما بين ٣٢٠، ٤٠٠ نانومتر (٢،أ : ٢،ب : ٢،ج : ٢،د : ٢،هـ : ٢،و) وتبين الصور الفوتوغرافية الأخيرة مناطق النبات التي تعتبر عاكسة للضوء فوق البنفسجي.

(١،أ) الزهور ذات اللون الكريمي المخضر للنبات الأبيض من النوع Bryonia dioica ومن الصعوبة التفرقة بينها وبين المجموع الخضري المحيط عندما ترى بعين الإنسان.

(٢،أ) بتلات الزهرة تعكس بقوة الضوء البنفسجي وبالتالي يمكن التفرقة بينها وبين المجموع الخضري الذي يعتبر غير عاكس في العين الحساسة لهذه المنطقة من مناطق الطيف.

(١،ب) بقلة الخطاطيف الصغرى Ranunculus ficaria التي تنتمي لعائلة Ranunculaceae. وكما هو الحال في كثير من الانواع التابعة لهذه العائلة فإن بتلات الأزهار تبدو لعين الإنسان باللون الأصفر.

(٢،ب) يعتبر الجزء المحيطي من البتلة عاكس للضوء فوق البنفسجي ويظهر اللون الأرجواني.

(٢،ج) نبات البوطنطلة الزاحف (نبات عشبي خماسي الورقات Potentilla reptans التابع لعائلة Rosaceae ويظهر باللون الاصفر للإنسان بينما باللون الأصفر والأرجواني للنحل.

(٢،ج) تعكس الحواف الخارجية للبتلات الضوء فوق البنفسجي وبالتالي تظهر للنحل باللون الأرجواني ، بينما تظهر قاعدة ومركز البتلات في الزهرة باللون الأصفر.

(١/د : ١/هـ : ١/و) أنواع مختلفة من أزهار النباتات التابعة لعائلة Asteracceae تحتوي على منطقة خارجية عاكسة للضوء فوق البنفسجي ، وبالتالي تظهر كأزهار ذات لونين للنحلة.

(١،د)مثال الزهرة المخروطية Rud beckia التي لها بتلات طويلة ورقيقة مجملة بخطوط دقيقة حمراء بالنسبة لعين الإنسان، ولكن النصف الخارجي للبتلة تكون عاكسة للضوء فوق البنفسجي.

(٢،د)سوف يعمل اللون فوق البنفسجي مع الأصفر العاكس على إظهار المنطقة الخارجية باللون الأرجواني للنحل.

(١،هـ)نبات الطرخشقون البري Taraxacum officinale هو نوع آخر من النباتات التابعة لعائلة Asteracceae يتكون من عدة حلقات متحدة المركز من زهور صغيرة والتي تظهر غالبا باللون الأصفر بالنسبة لعين الإنسان.

(٢،هـ)تختلف الزهيرات الصغيرة الفردية في قابليتهم في انعكاس فوق البنفسجي وذلك تبعا لوضعهم. فالزهيرات الخارجية الصفراء تكون عاكسة بشدة وتظهر اللون الأرجواني للنحل ، بينما تلك القريبة من المركز لاتبدي ذلك.

(١،و) نبات زهرة الشيخ.Senecio sp يعتبر مثالا آخر للزهرة ذات البتلات الصفراء الطويلة والتي تعتبر عاكسة للضوء فوق البنفسجي.

(٢،و)وبالتالي تعطي حلقة واضحة من اللون الأرجواني للنحل حول المركز الأصفر (عن باي J.D.Pay).

للإنسان. ويعكس اللفت وخردل الحقل إتساقات مختلفة من الضوء فوق البنفسجي ويظهر للنحل كاشثين من تدرجات اللون الأرجواني – النحلي المميزين بوضوح كما اتضح من نتائج التجارب التدريبية. أما خردل الشيح فإنه لا يعكس ضوء فوق بنفسجي بل يظهر كلون أصفر – نحلي. لذلك فإن ثلاثة أنواع من الأزهار المتشابهة جداً والتي تنمو في نفس المنطقة يمكن أن يميزها النحل بوضوح على أساس اللون [١٥]. ويمكن أن تبدو الأزهار الزرقاء مختلفة أيضاً فزهرة الحواشي الشبيهة بعين الطائر Bird،s eye speedwell *Veronica chamaedrys* وزهرة أذن الفار (*Myosotis* not –Forget – me *sylvatica*) (والأخيرة زهرة لونها أزرق فاتح تعتبر رمزاً للإخلاص والوفاء في عديد من الدول) يعتبرا مثالان على ذلك، حيث تعكس زهرة أذن الفار اللون تماماً في المنطقة الزرقاء من الطيف، وبالتالي يظهر اللون الأزرق، بينما تعكس زهرة الحواشي الشبيهة بعين الطائر اللون فوق البنفسجي وبالتالي يظهر اللون البنفسجي للنحلة. لذلك يمكن التأكيد بأمان قدرة النحل على رؤية هذين اللونين (الأزرق – النحلي Bee-blue و البنفسجي – النحلي Bee – violet) حيث أنه من غير المعروف الإحساس الذاتي للألوان في النحلة. وفي الواقع، إذا شاهد عدة أشخاص طيف مرئي وسئلوا عن أي جزء من الطيف يظهر على هيئة لون أخضر نقي أو أصفر نقي، فإن إجابة كل فرد ستكون مختلفة عن إجابة الآخر. والسؤال هنا هل يعي المشاهدين الألوان بأساليب مختلفة، أم أنهم يعوا هذه الألوان بنفس الأسلوب ولكنهم يسموا الألوان الظاهرة بأسماء مختلفة؟. عموماً لا يجب تطبيق نظم الإحساس بالضوء في الإنسان على نظيره من نظم الإحساس بالضوء في النحلة.

وتجدر الإشارة إلى أن الأزهار الحمراء يمكن أن تبدو مختلفة في ظهورها للنحلة، حيث يعتمد ذلك على وجود أو غياب الضوء فوق البنفسجي المنعكس. فإذا كانت الزهرة لا تعكس أي ضوء فوق بنفسجي، فإن هذه الزهرة سوف تبدو للنحلة على أنها سوداء اللون لأن طيف النحلة لا يمتد إلى الأحمر، أما إذا كانت الزهرة تعكس الضوء فوق البنفسجي فإن النحلة سوف ترى اللون فوق البنفسجي[١٥]،[١٦]، وتعتبر زهرة نبات الخشخاش *Papaver rhoeas* (Poppy) خير مثال للزهرة التي تبدو للنحلة فوق بنفسجية. ويمكن لبعض الأزهار ذات اللون الأحمر الحقيقي أن تلقح بواسطة حشرات أبي دقيقات التي لها مجال رؤية ممتد للنهاية الحمراء للطيف. ويمكن للطيور أيضا أن ترى للنهاية الحمراء للطيف ويمكن أن تعمل كملقحات زهرية في المناطق الحارة حيث الأزهار ذات اللون الأحمر الناصع تكون هي الغالبة.

إن خليط الثلاثة ألوان الأولية للنحل وهي الفوق بنفسجي والأزرق والأصفر سوف ينتج عنه اللون الأبيض للنحل، ولو أن كثير من الأزهار التي تبدو باللون الأبيض أو القرنفلي لعين الإنسان لا تعكس الضوء فوق البنفسجي، وبالتالي تظهر للنحلة السارحة باللون الأزرق/الأخضر حيث تعكس هذه الأزهار الضوء في المناطق الزرقاء والصفراء من الطيف

تؤدي الزهرة من الناحية الوظيفية إشارات رؤية واضحة للملقحات. وهذا يعني وجود علاقة بين الحشرة كملقح زهري ولون الخلفية الموجودة بها. وعادة ما يكون لون الخلفية أخضر (لون المجموع الخضري للنباتات) ذات الانعكاسات الضعيفة في المساحات فوق البنفسجية والزرقاء والخضراء من الطيف، ويراها النحل باللون الرمادي وقد يمتد إلى اللون الأصفر الخفيف. ومعظم الأزهار توجد على نباتاتها بحيوية وسط هذه الخلفية، وحتى الأزهار التي تظهر لنا مشابهة للخلفية الخضراء (للمجموع الخضري) مثل نبات الفاشرا الأبيض (نبات من الفصيلة القرعية عريضة الأوراق) White bryony فإنها تظهر بوضوح للنحلة لأن بتلات الأزهار تعكس الضوء فوق البنفسجي بقوة (انظر الشكل رقم أ, ٢, ١٥ , ٢). ومن ناحية أخرى فإن الأزهار التي تلقح بالهواء يكون أزهارها ذات لون أخضر شاحب وتبدو متباينة مع باقي النبات بالنسبة للإنسان والحشرات أيضا.

المرشدون للرحيق

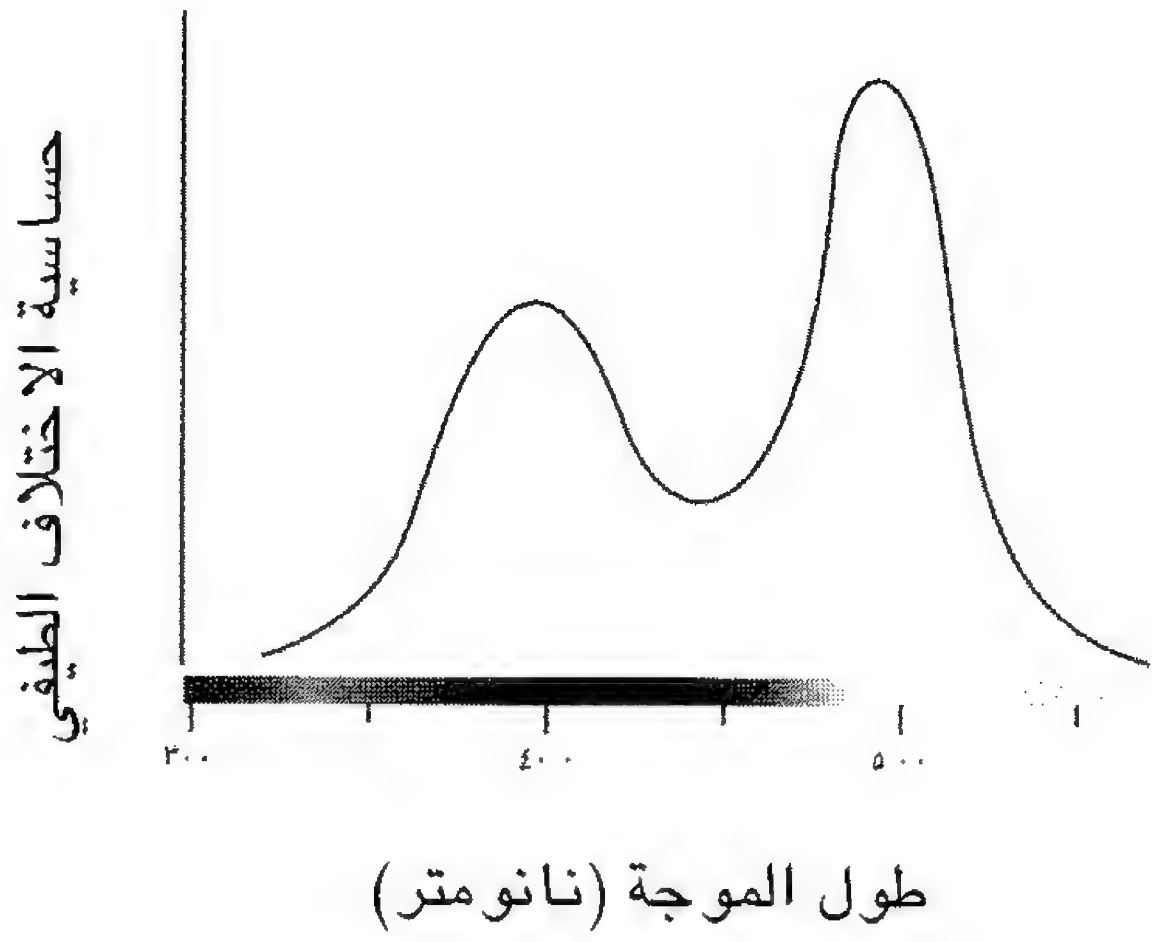
تجهز معظم النباتات بإشارات بصرية إضافية لتساعد الملقح الزهري في إيجاد هدفه إذا ما كان في المنطقة التي تقع فيها الأزهار. هذه العلامات أو المرشدون للرحيق تقود النحل والملقحات الزهرية الأخرى إلى غدد الرحيق في الأزهار. ويكون البعض منها واضحا لنا مثل العلامات الموجودة على زهرة

الثالوث Pansies(نـوع من البنفسج) (*Viola spp*) ، أو كبقـع أرجوانيـة على الحواف البيضـاء الموجودة علـى تويج نبات قفاز الثعلب Foxglove (*Digitalis purpurea*)، ولكـن الكثـير منهـا يكـون واضحـاً للحشرة. وفي نبـات البوطنطلة المتسلـق (نبات عشبي خماسـي الورقـات) Cinquefoil تظهـر الحـواف الخارجية للبتـلات باللون الأصفر مـع انعكاس فوق بنفسجي لذلك تظهـر للنحلة باللون الأرجواني، وتحاط غدد الرحيق بقواعد البتـلات ذات اللون الأصفر(أنظر الشكل رقم ج,٢ , ١٥ , ٢). عادة يتباين مرشدو الرحيق مـع باقي الزهرة لأنهم يعكسـون القليل أو لا يعكسون الضوء فـوق البنفسجي. فمثلاً في نبـات الخطمية (من الفصيلة الخبازية

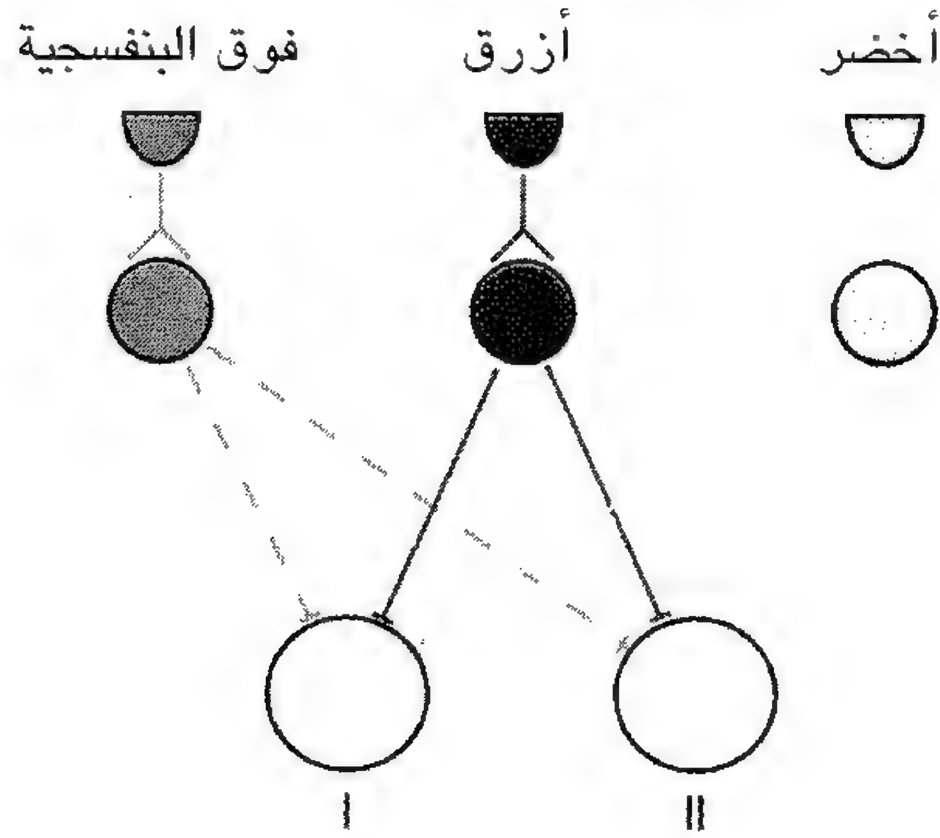
Marshmallow (*Althaea officinalis*) توجـد علامـات مركزية خاليـة من اللـون فـوق البنفسجي وتظهـر للنحـل باللـون الأزرق، ولكن توجـد بعض الإستثنـاءات، ففي النرجس البري الشبيه بعين التدرج Pheasant ، eye daffodil (ضـرب مـن ضـروب النرجـس ذو زهـر أصفـر وكبير الحجـم ويطلق عليه أحيانـاً النرجـس الكـاذب *Narcissus poeticus* ينعكس الضوء فوق البنفسجي بقوة من الحافة الحمراء لتويج الزهـرة الأصفر مكوناً حلقة متباينة حول الممر الغذائي [١٠]،[١٥]،[١٦].

كيف يميز النحل الألوان جيداً؟

كيف يمكن للنحل أن يميـز جيداً بين الإشارات ذات الأشكال اللونيـة المتعـددة والمنظمـة التـي ترسلها الأزهار في الطبيعة؟. يمكـن الإجابة على هذا السؤال بالتجـارب التي تجرى علـى النحل الذي يتـم تدريبه لزيـارة لون معين ثم يتم تدريبه على اللون الثاني ذي طـول الموجة المختلـف داخل ألوان الطيـف ثم تسجل نتائـج الاختبـارات. ويجـب أن يكون اللـون الثاني الموجـود ناصعـاً وقريبـاً جـداً من اللـون المختبر وبدرجـة نصاعة ينتج عنها ارتباك بين اللونين للنحلة. وتكرر هـذه التجربة مـرات عديدة باستخـدام ألوان مختـبرة يتراوح مداهـا خلال الطيف المرئـي للنحلة. وقـد بينـت النتائج أن قـدرة النحلـة علـى التميز بين الألـوان المتدرجـة تعادل قـدرة الإنسـان وذلك في المنطقـة التـي يحدث فيهـا أفضل تمييـز، أي في مدى



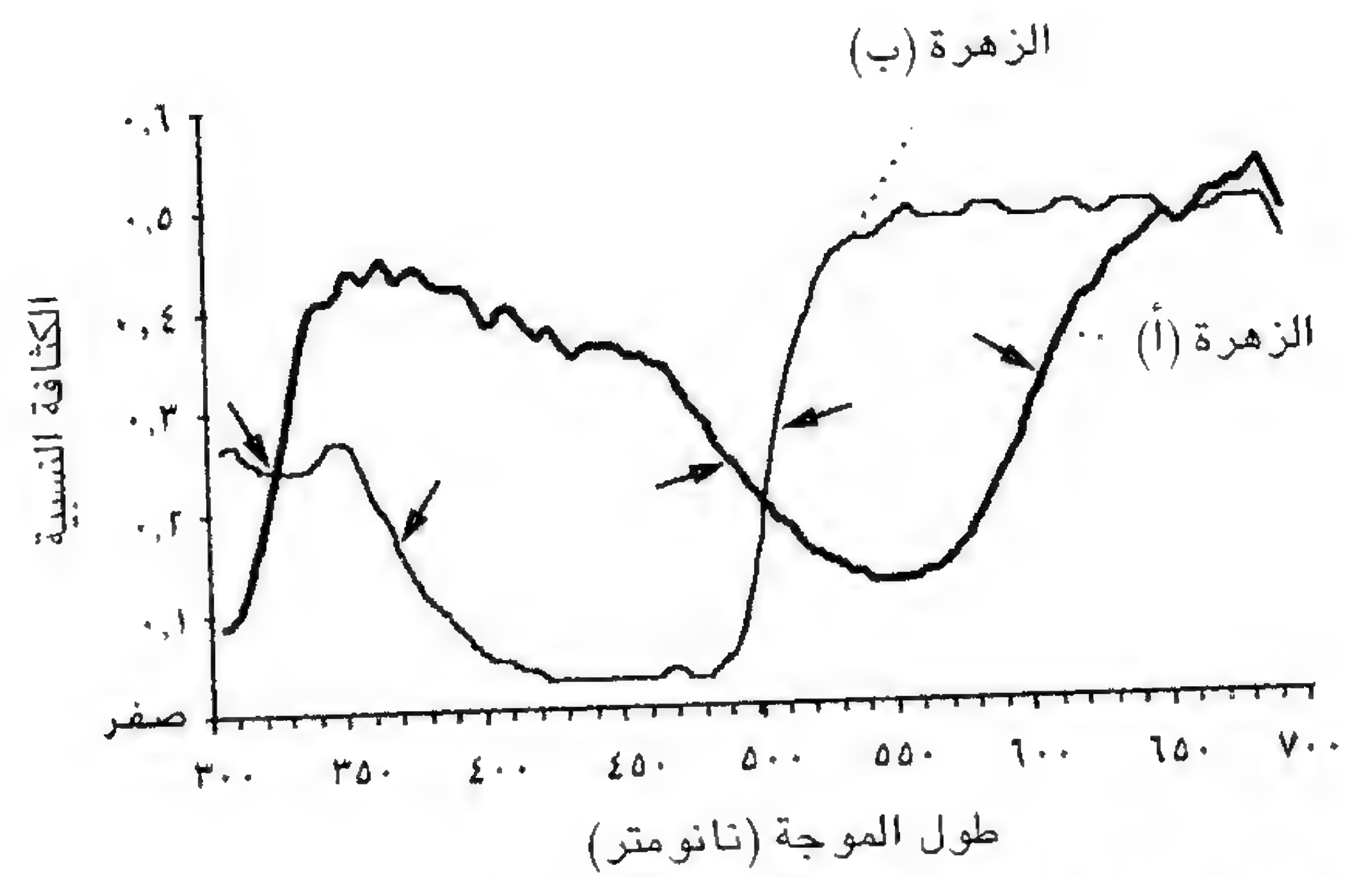
الشكل رقم (١٦ , ٢). وظيفة التمييز الطيفي لشغالة نحل العسل تبين كيف يمكن للنحلة أن تميز جيدا بين لونين مختلفين (١٧). يبدو النحل حساس بدرجة قصوى لاختلاف الألوان التي تقع بين ٤٠٠-٥٠٠ نانومتر : في هذه المناطق من الطيف يمكن أن يميز بين أطوال موجات تصل إلى ٤,٥ نانومتر فقط. تتوافق قمة الحساسيات مع المناطق حيث تتداخل منحنيات الحساسية الطيفية للثلاثة أنواع من المستقبلات الضوئية ويكون لها ميل حاد في الاتجاهات المعاكسة. هذه هي المناطق التي فيها عندما يحدث أي تغيرات في طول الموجة ينتج أقصى تغير في استجابة النوعين من خلايا المستقبلات الضوئية.



الشكل رقم (١٧ , ٢). الاعتراض اللوني هو ميكانيكية تعزيز الاختلافات في الإشارات التي تصل من المستقبلات الضوئية. تتغذى المستقبلات الضوئية في الخلايا التي تضخم إشاراتها، وبالتالي تثار هذه الخلايا أو تثبط الخلية التالية أي خلية الاعتراض اللوني. النوع الأول من الخلايا (I) تستجيب عكسيا لطول الموجات القصيرة والوسطى /الطويلة ، بمعنى أن هذه الخلايا إما أن تثار بالضوء البنفسجي وتثبط بالضوء الأخضر والأزرق (كما في الرسم) أو العكس صحيح. النوع الثاني من الخلايا (II) يتفاعل عكسيا مع أطوال الموجات القصيرة والطويلة وكذلك مع أطوال الموجات المتوسطة. هذا الترتيب يؤدي إلى حدوث الحد الأقصى من الاختلافات في حجم الإشارات التي تصل من المستقبلات الضوئية وبالتالي تؤدي إلى التمايز بين هذه الإشارات.

الطيف المرئـي الجيد. ويمكن إظهار فروق بين أطوال موجـات تعـادل ٤,٥ نانومـتر فقط بـين ضوء طول موجته يختلف بهذا القدر عـن طول موجة ضوء آخر. وعنـد مقارنة ذلـك بالإنسان، فـإن الأخير يمكن أن يفرق بين ضـوء طول موجته يختلـف بمقدار نانومتر واحـد عن طـول موجة ضوء آخر شريطـة أن يقع كلا الضوئين في أفضل منطقة من الطيف المرئي [١٧].

ويكون النحل حساساً بدرجة كبيرة جداً للاختلافات الطيفيـة التي تـتراوح ما بـين ٤٠٠، ٥٠٠ نانومتر. وينطبـق ذلك على الملقحات الزهريـة الأخرى التابعة لرتبـة الحشرات غشائية الأجنحة مثل النحل الإنفرادي والنحـل القاطـع لـلأوراق والزنابير (الشكل رقـم ٢,١٦)، حيـث يوجد بهـذه الحشرات كلهـا مستقبلات فـوق بنفسجيـة وزرقاء وخضـراء، وتكـون في قمة حساسيتهـا في مناطـق طيفية تتراوح مـا بين ٣٣٠ - ٣٥٠، ٤٣٠ - ٤٥٠، ٥٤٠ - ٥٢٠ نانومـتر. وهذا يعني أنها تصل إلى قمة حساسيتها للاختلافات الطيفية ليس في مناطق قمـة الحساسية للأنواع الثلاثة السابق



الشكل رقم (٢,١٨). للبحث عن العلاقات الممكنة بين الألوان النباتية ورؤية الألوان في الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة (ومنها نحل العسل)، تم قياس الانعكاس الطيفي لبتلات عدد كبير من الأزهار. وحيث أن معظم الألوان الحيوية هي تلك التي تنتج اختلافات كبيرة بين إشارات المستقبلات الضوئية المختلفة، فإن معظم المظاهر الهامة للطيف الانعكاسي للزهرة تعتبر مرحلة نشطة. فإن حدثت هذه المراحل النشطة حيث تتداخل منحنيات الحساسية الطيفية للأنواع المختلفة من المستقبلات الضوئية فإنه يمكن الحصول على الحد الأقصى من الإشارات. ويبين هذا الشكل وظيفة الانعكاس الطيفي عبر ألوان الطيف لنوعين من الزهور. يحدث عدد من المراحل النشطة في حالة كل زهرة. تبين الأسهم ٥٠٪ من قيم الميل الحاد (عن تشيتكا ومينزل Chittka & Menzel (٩)).

ذكرها من المستقبلات، ولكن في المناطق حيث تتداخل منحنيـات الحساسيـة الطيفية لهـذه المستقبلات وذات درجات ميل شديدة الانحـدار في الاتجاهات المقابلة (الشـكل رقـم ٢,١٣). في هذه الأجـزاء من الطيف، تسبب التغيرات البسيطة في طول الموجة تغيرات عظمى في درجة الإثارة في نوعين من المستقبلات، فمثلا في المنطقة ٤٠٠ نانومـتر، يلاحظ أن حدوث تغير تجاه أطـوال الموجـات الأقصـر يزيـد مـن الاستجابة في الخلايـا فـوق البنفسجيـة، ويقلل مـن الاستجابة في الخلايـا الزرقـاء. وسوف تـزداد هـذه الاختلافات البسيطة في المرحلة التالية في عملية شفرة الألوان.

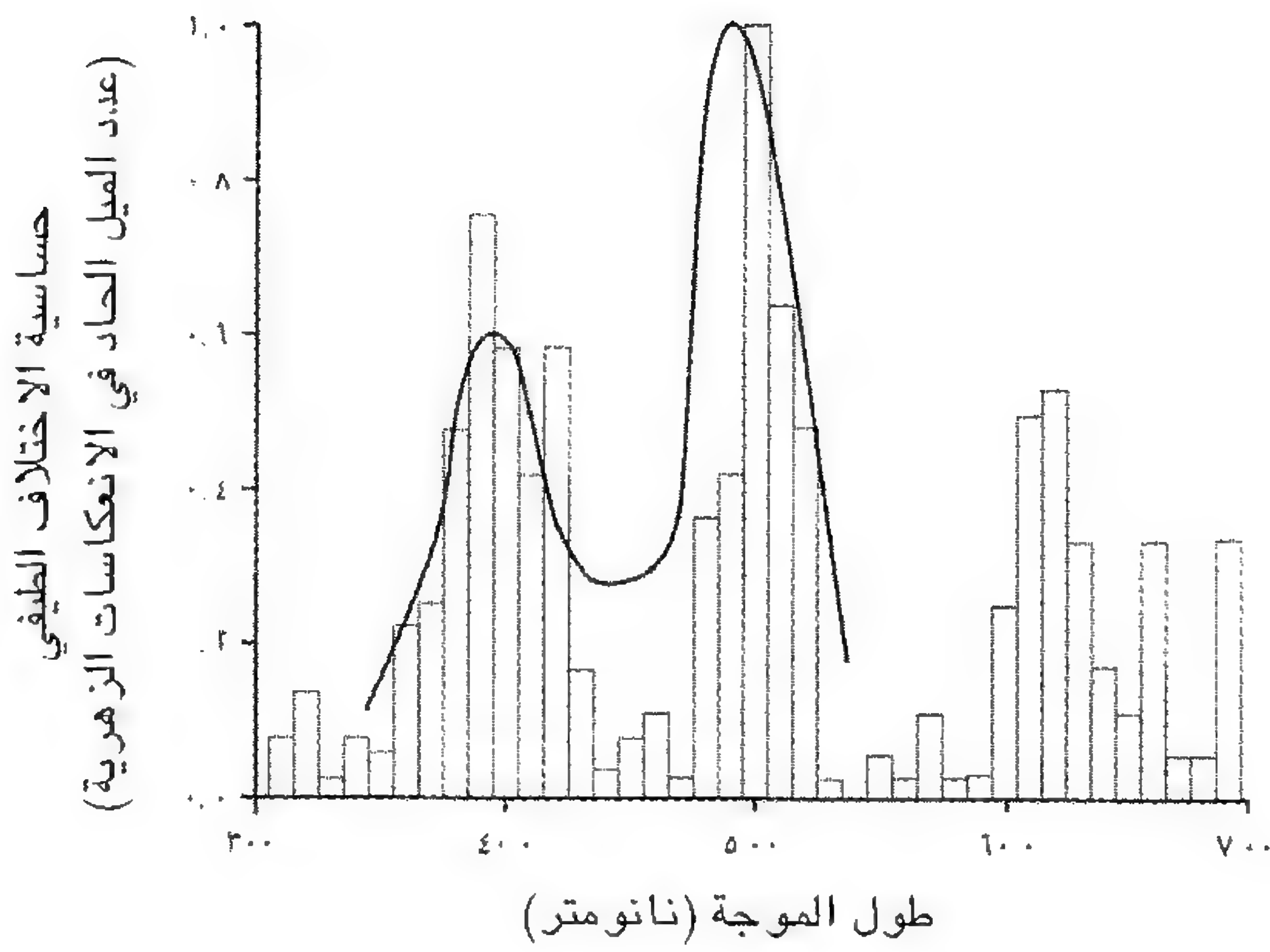
تقوم النحلـة بتقييم الإشارات من الثلاثة أنواع من الخلايـا المستقبلـة بميكانيكيـة يطلق عليهـا ميكانيكية التقابل اللوني Mechanism Colour Opponent. يبطن التقابل اللـوني الشفرة اللونيـة في عين الإنسان وينبهنا إلى أن الميكانيكيـات العصبية الأساسية تكون غالباً متماثلة في كل من الحشرات والإنسان. وتتغذى عصبيـا الثلاثـة أنواع مـن المستقبـلات الضوئية في الخلايا التي تضخم إشارتها، وبالتـالي تتغذى عصبيا في خلايا التقابـل الضوئي ولخلايـا التقابل الضوئي معـدل تفريغ شحنـة أساسي عند الراحـة، بمعنى أنه يحـدث ذلـك عندما تكـون هـذه الخلايا غـير منبهه. والخلايا التي تتغذى فيها، إمـا أن تنبه خلايا التقابل اللوني مسببة إثـارة الخلية وحدوث السيالات العصبية بمعدل عال، أو تثبط هذه الخلايا محدثة انخفاضاً في معدل السيالات العصبية المتكونة.

يوجـد نموذجان من خلايا التقابـل اللوني [١٨]. خلايـا النمـوذج الأول (Type I)، حيـث تستجيـب الخلايا استجابـة مضادة لأطـوال الموجات القصيرة والمتوسطة/الطويلة. وهي خلايا إما أن تثار بأطوال موجات فوق بنفسجية وتثبـط بأطوال موجات زرقاء وخضراء، أو أنها تثبط بالضوء فوق البنفسجي وتثار بالضـوء الأزرق والأخضر (والحالة الأخيرة موضحة في (الشكل رقـم ٢,١٧). أما خلايـا النموذج الثاني (Type II)، فإنهـا تتفاعـل في تضـاد مـع أطـوال الموجـات القصـيرة/الطويلـة، والمتوسطـة. وهذه الخلايـا إما أن تثـار بالضوء فـوق البنفسجي وتثبط بالضوء الأزرق، أو أنها تثار بالضوء الأزرق وتثبط بالضوء فـوق البنفسجي والأخضر (موضحة في الشكل

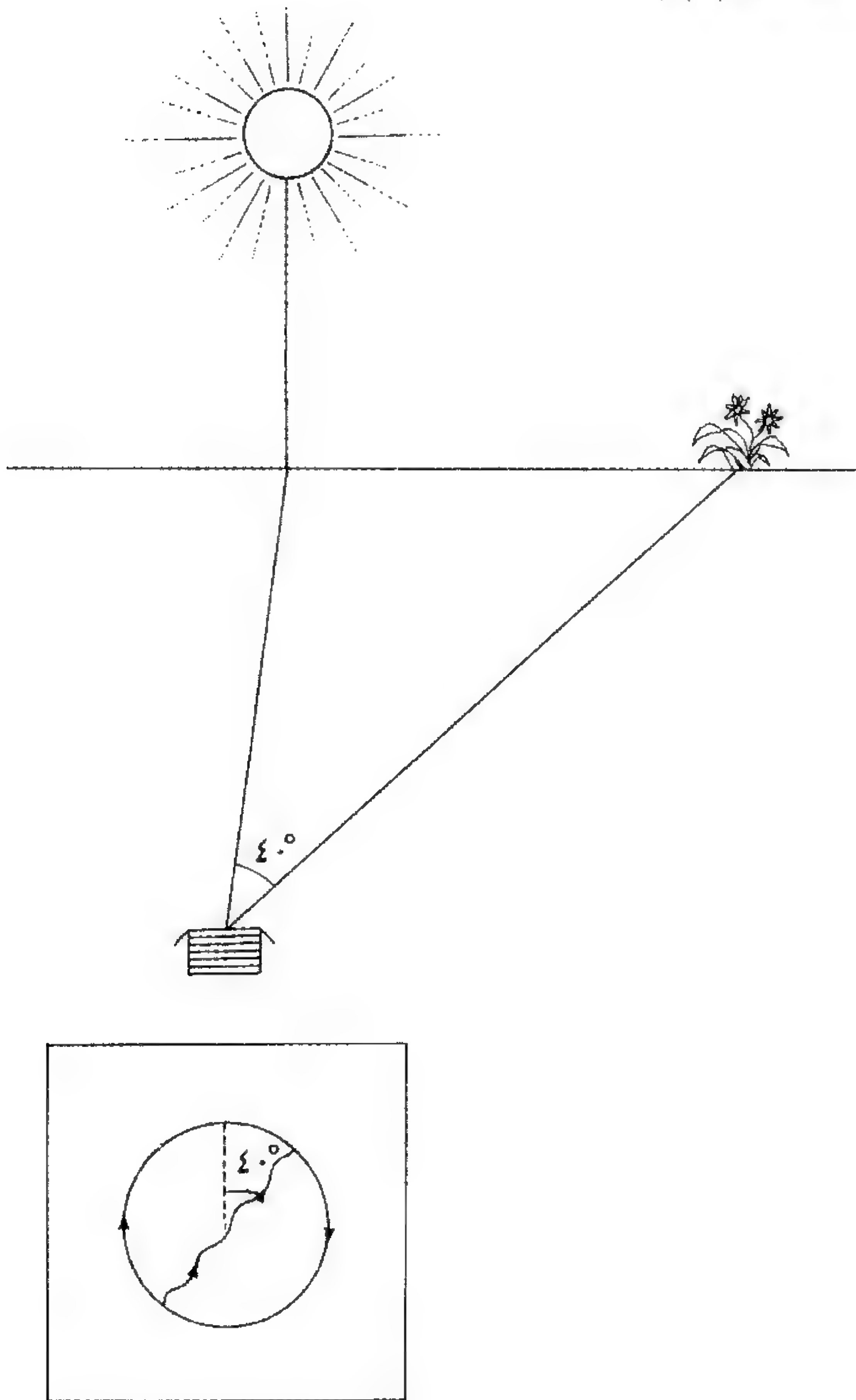
رقم (١٧, ٢). ويعظم هذا الترتيب الاختلافات في الإشارات التي تصل من المستقبلات الضوئية، وبالذات في المناطق حول المدى ٤٠٠–٥٠٠ نانومتر، وبالتالي تعزز قدرة الحشرات على التمييز بين الألوان في هذه المناطق من الطيف.

تقييم التوافق بين ألوان الأزهار ورؤية الألوان في النحل وفي الحشرات الأخرى التي تزور الأزهار من رتبة غشائية الأجنحة:

نظراً لأن كثير من النباتات الزهرية كاسيات البذور angiosperms (وهي نباتات تكون بذورها في مبيض مغلق) تعتمد على الحيوانات وخاصة الحشرات في نقل حبوب لقاحها من أزهار نبات إلى أزهار نبات آخر من نفس النوع، فإن هذه الناقلات تتنافس مع بعضها في نقل حبوب اللقاح. ويتم مكافأة النبات للناقل بإمداد الأخير بالغذاء لجذبه إلى الزهرة والتأكد من زيارته لها وتوزيع وانتشار حبوب اللقاح الخاصة بأزهار هذا النبات وانتقالها إلى أزهار نباتات أخرى من نفس النوع. ويمكن للنبات أن يجد من أنواع الملقحات الزهرية عن طريق التكيفات المورفولوجية لهذا النبات ولكن ذلك يجعله معتمداً أيضا على نوع معين من الملقحات الزهرية وهو أمر يعرض عملية تلقيح الأزهار للفشل نظراً لاحتمال غياب هذا الملقح الزهري. والبديل، أن يعلن النبات عن طريق أزهاره عن دعوة الملقحات الزهرية للتغذية. وهذه الدعوة، بالطبع، تجذب العديد من أنواع الملقحات لهذه الأزهار [٧]. ولزيادة فاعلية هذه الإستراتيجية، يجب أن تكون الإشارة أو الإشارات النباتية واضحة وجلية ومميزة بسهولة ويسر عن تلك التي تصدر عن باقي الأنواع النباتية الأخرى. ويمكن



الشكل رقم (١٩, ٢). يبين الشكل البياني عدد الميل الحاد في قياسات الانعكاسات في زهرة واحدة عند أطوال الموجات المبينة على الشكل لعدد ١٨٠ نوع من الزهور. وقد استخدم طول الموجة عند ٥٠ ٪ لكل ميل حاد (الشكل رقم ١٨, ٢). ويلاحظ أن التراكب هو وظيفة التمايز الطيفي للنحلة. وتكون النحلة في حالتها القصوى من الحساسية لاختلافات الألوان حول ٤٠٠ نانومتر، ٥٠٠ نانومتر وتستخدم معظم الزهور مجاميع متوافقة من الحبيبات الصبغية التي تضخم المراحل النشطة في انعكاساتها حول أطوال الموجات والتي عندها تكون الملقحات الزهرية التابعة لرتبة الحشرات غشائية الأجنحة في أحسن قدراتها على تمايز الألوان (عن تشيتكا ومينزل Chittka & Menzel (٩))



الشكل رقم (٢٠, ٢). نحلة وجدت مصدر غني بالرحيق على مسافة ليست بالبعيدة عن الخلية وترقص على السطح الرأسي للقرص الشمعي لتحدد إتجاه ومسافة المصدر. ويلاحظ أن الزاوية المحصورة بين اتجاه مكان السروح وقرص الشمس تنتقل في الزاوية التي تعملها النحلة في اتجاهها المستقيم، مع الأخذ في الاعتبار الجاذبية. يحدد دائما اتجاه الشمس بالاتجاه الرأسي لأعلى على القرص. في هذا المثال يقع مصدر الغذاء عند ٤٠° يمين قرص الشمس. وبالتالي ترقص النحلة في خط مستقيم وبزاوية ٤٠° على يمين الخط الرأسي.

ملاحظة أنه من بين الصفات المميزة للنبات الزهري، يعتبر اللون أهمها عندما تدنو الحشرة من مكان جمع الغذاء. وقد أظهرت التجارب أن اختيار النحل للاختبار اللوني يعتمد على كيفية قرب الاختبار اللوني للون الذي سبق أن تعودت عليه الحشرة [١٩]. لذلك فإنه يوجد قدر كبير من الجهد المنظوري للنبات لينتج إشارة لونية تكون سهلة التمييز عما تصدره الأنواع الأخرى من النباتات.

ولكي تتفوق الزهرة على خلفيتها، التي عادة ما تكون خضراء، وعلى أزهار الأنواع الأخرى المنافسة لها في البيئة، يجب عليها أن تستعمل توافيق من الحبيبات الصبغية التي تولد درجات حادة من أطوال الموجات التي تعكسها على هيئة ضوء [٩] (الشكل رقم ١٨ , ٢). فإذا ما تم التحرك على طول الطيف لمسافة قصيرة فإن ذلك ينتج عنه تغيرات سريعة في كمية الضوء المنعكسة ذات أطوال الموجات المختلفة، وسوف يؤدي ذلك إلى حدوث تغيرات كبيرة في الإشارة النسبية في الثلاثة أنواع من المستقبلات الضوئية في الحشرة. وهنا سوف يكون جهاز رؤية الألوان قادراً على تمييزالإشارات الزهرية بدرجة مثلى إذا ما بلغت قدرة الانعكاس الطيفي نهايتها العظمى في المنطقة التي يحدث فيها تغيرات عالية جداً في أطوال الموجات المنعكسة بواسطة الزهرة.

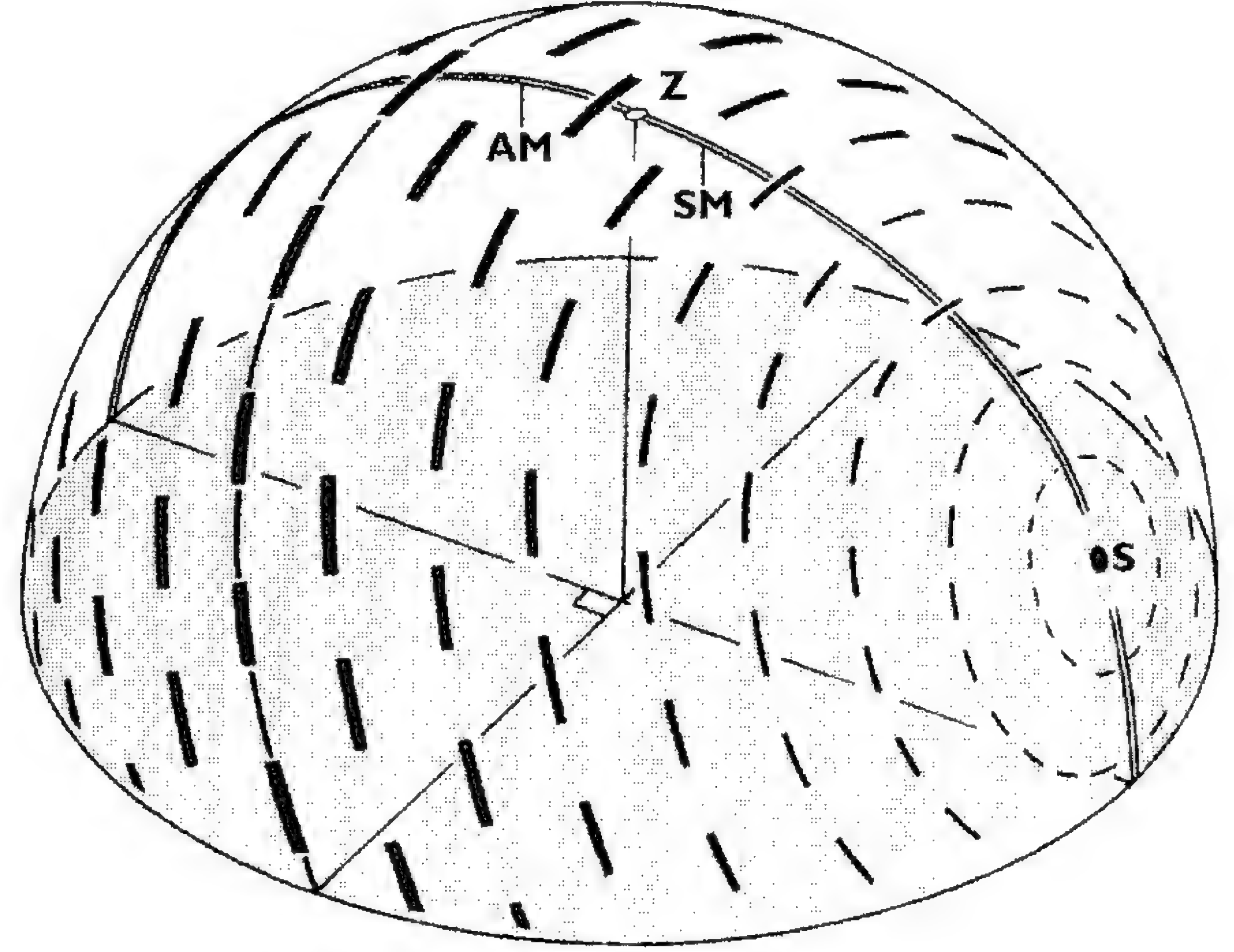
وقد تم قياس الانعكاس الطيفي لأزهار النباتات كاسيات البذور في فلسطين المحتلة حيث تسيطر الملقحات الزهرية من الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة في البيئة، وقد تم تحديد مناطق التغيرات العظمى في الطيف المنعكس من الأزهار، ووجدت ثلاث مناطق من التغيرات العظمى، الأولى عند ٤٠٠ نانومتر، والثانية عند ٥٠٠ نانومتر، والثالثة عند ٦٠٠ نانومتر (الشكل رقم ١٩ , ٢).

مما تقدم يمكن ملاحظة أن النحلة، والملقحات الزهرية الأخرى من الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة، يمكن أن تميز أطوال موجات عظمى تتراوح مابين ٤٠٠ ، ٥٠٠ نانومتر، وبالتالي فإن قدرة هذه الحشرات على التمييز اللوني تتلاءم مع الطيف المنعكس للإشارات الزهرية. وتجدر الإشارة أنه من غير الواضح للآن سبب وجود القمة الثالثة عند ٦٠٠ نانومتر. فقد تخاطب الأزهار الملقحات الزهرية الأخرى الموجودة في البيئة من خلال المنطقة التي لها رؤية رباعية الألوان Tetrachromatic vision. في بعض الحشرات، مثل بعض الخنافس وأبو دقيقات وقليل من الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة، توجد مستقبلات إضافية بقمة حساسية تبلغ حوالي ٦٠٠ نانومتر [٢٠]. هذه الحشرات يمكن أن تستغل الإشارات الزهرية عند النهاية الحمراء للطيف. ويمكن اقتراح سبب آخر لوجود قمة عند ٦٠٠ نانومتر، حيث يمكن القول أنه قد يكون من السهل على النباتات أن تستخدم حبيبات صبغية واسعة لانتشار مثل صبغات الأنثوسيانات Anthocyans التي لها قمتي انعكاس زرقاء وحمراء، بدلاً من محاولة إنتاج أزهار ذات لون أزرق فقط [٩]. وطالما توجد القمة الزرقاء فإن وجود قمة إضافية حمراء تبدو ليس لها علاقة بالملقحات الزهرية التابعة للحشرات من رتبة غشائية الأجنحة.

مما تقدم يمكن القول أن جمال الأزهار البرية لا يخاطب أعيننا بل ألوانها تتوافق بدرجة كبيرة مع أعين الملقحات الزهرية. وهذا التكيف التطوري بجهاز استقبال الإشارات للزهرة والملقحات الزهرية يكون ذو منفعة متبادلة بين النبات والحشرات.

ثالثاً: القيادة إلى ومن مكان الغذاء
Navigation to and from the forage site

تجمع النحلة الغذاء من مسافة طويلة تبعد حوالي من ٢٠٠٠ إلى ٣٠٠٠ متراً من الخلية وقد سجلت مسافات أبعد من ذلك. فكيف تجد النحلة طريقها إلى ومن مكان وجود الغذاء؟ في الخلية يتم تنبيه النحل السارح للرقص وتبليغ معلومات لباقي النحل عن اتجاه ومسافة مصدر الغذاء [١٠]. وقد أظهر اختبار الرقص الاهتزازي الدور الأساسي الذي تؤديه النحلة في عملية القيادة. أما على القرص الشمعي، فإن زاوية حركة النحلة المستقيمة بالنسبة للاتجاه الرأسي لأعلى يبين الزاوية التي تحدد مكان الغذاء مع زاوية السقوط للشمس (زاوية السقوط للشمس هي محور سقوطها الرأسي على المحور الأفقي). ويلاحظ أن تغير اتجاه الشمس بالنسبة لجاذبية الأرض على القرص تستعمل لبيان أن اتجاه الشمس يمكن توضيحه بالاتجاه الرأسي لأعلى وتعني السلسلة المتواصلة من خطوات

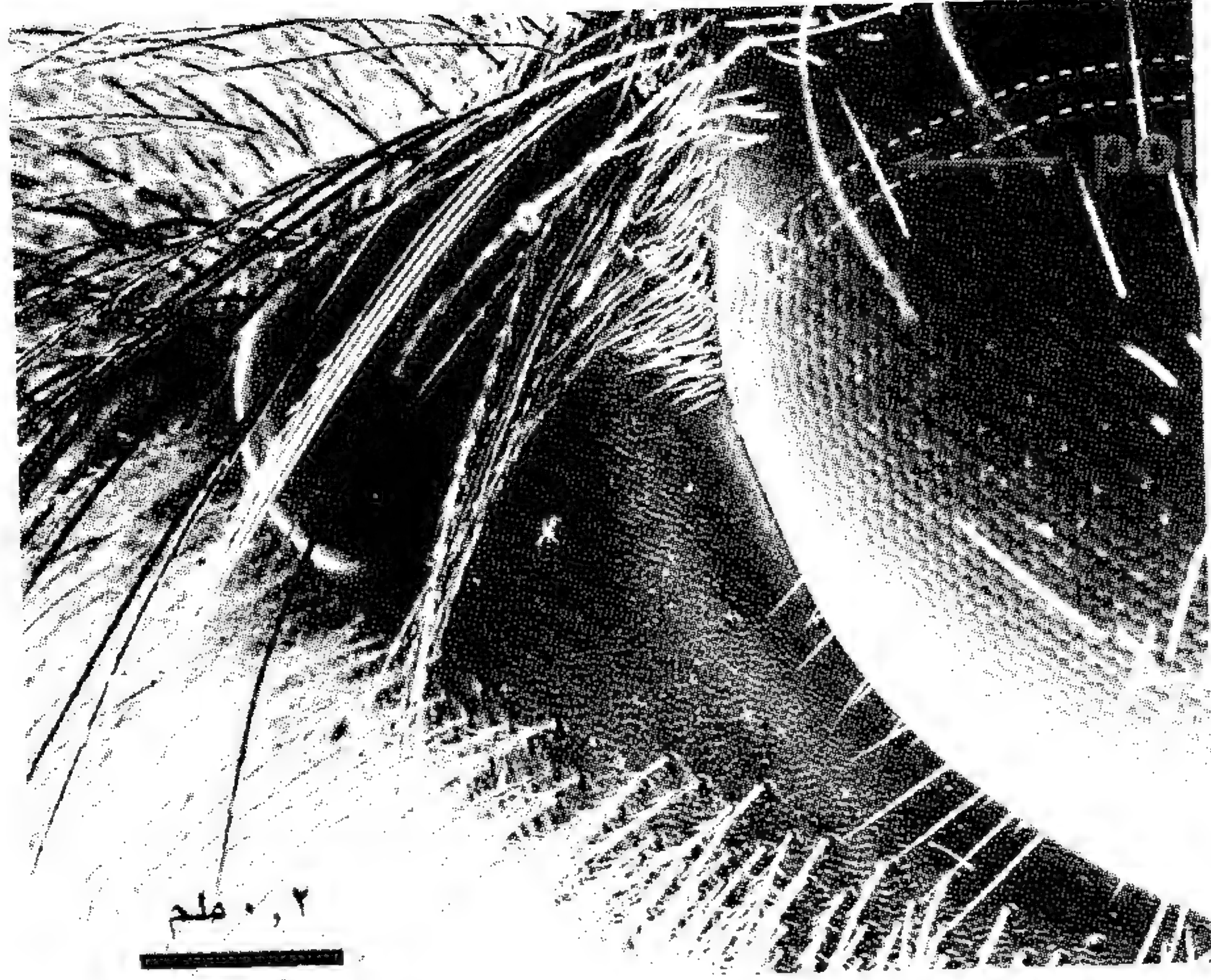


الشكل رقم (٢١،٢). نموزج استقطاب سماوي. يتذبذب الضوء المستقطب في اتجاه واحد فقط طبيعي لحظة في الرحلة ويطلق عليه اتجاه القوة الموجهة هـ (e.vector direction) تترتب بتركيز القوة الموجهة حول الشمس (S) وترى على هذا الشكل باتجاه الخطوط السوداء. عرض كل خط يوضح درجة الاستقطاب حيث يحدث أعلى استقطاب على طول الدائرة عظمة وتقع ٩٠° من الشمس. يتكون الخط المتماثل لنموذج القوة الموجهة من خط الزوال الشمسي (sm) وخط الزوال عكس الشمس (Am)والذروة الشمسية (Z).

الرقص المستقيمة المصحوبة باهتزازات البطن في الاتجاه الرأسي لأعلى. أن مصدر الغذاء يقع في اتجاه الشمس، وأن السلسلة المتواصلة من خطوات الرقص في الاتجاه لأسفل تعني أن مصدر الغذاء يقع عكس اتجاه الشمس. وإذا كانت اهتزازات مؤخرة البطن تشكل زاوية مقدارها ٤٠° على يمين المحور الطولي فإن ذلك يعني أن مصدر الغذاء يقع يمين الشمس بمقدار ٤٠° (الشكل رقم ٢٠،٢) وقد أكدت التجارب التي أجريت بواسطة عديد من الباحثين أن الشمس هي أداة القيادة الأولية التي تستخدمها النحلة في حالة السروح لمسافات طويلة. وكحقيقة، فإن حشرات أخرى كثيرة بجانب النحل، يمكن أن تطير تجاه الهدف باستخدام الشمس كبوصلة للمحافظة على زاوية ثابتة بين الهدف والشمس، والنملة تعتبر مثلا جيداً في هذا الصدد. وقد توجد بعض الأدلة السماوية التي قد تبين مكان الشمس في حالة عدم رؤيتها بوضوح في السماء مثل التكوين الطيفي للسماء والضوء المستقطب.

البوصلة الشمسية :

تقع الشمس قبالة زاوية مقدارها ٤،٠° تبدد مكاني لعين النحلة ضعيف لدرجة أنها تصبح غير قادرة على تحديد الشمس كهدف واضح. وإذا كان الأمر كذلك، كيف يمكن استخدام الشمس كبوصلة ؟. توضح كثير من الشواهد أن الحشرة تعدل من وضعها بالنسبة لاتجاه الشمس. ومن الطبيعي أن الشمس هي المنطقة الناصعة في السماء، ونظراً لأنها تقابل زاوية صغيرة نسبياً، فإن منطقة صغيرة ناصعة جداً في السماء تعتبر دليلا على وجود الشمس. كما أن درجة تلون السماء يمكن أن تسمح للحشرات الطيارة بتحديد مكان الشمس في الأيام ذات الغيوم البسيطة. ينتشر ضوء الشمس عن طريق جزيئات صغيرة في الطبقات العليا، مع ملاحظة أن أطوال الموجات القصيرة تكون أكثر انتشارا من أطوال الموجات الطويلة، لذلك تظهر السماء باللون الأزرق لعين الإنسان. وقد وجد أن أطوال الموجات فوق البنفسجية الأقصر طولا تنتشر بدرجة أكثر قوة، لذلك فإن السماء تعتبر غنية جداً بالمنطقة فوق البنفسجية للطيف بالنسبة للنحلة، حتى تحت ظروف الضوء المحجوب بالسحب. وفي الحقيقة، تظهر السماء وقد غلب عليها هذا اللون بالنسبة للنحل السارح. أما المنطقة من السماء التي تحتوي على القليل جداً من الضوء فوق البنفسجي فهي فقط المنطقة التي تحتلها الشمس. وبالنسبة للنحل السارح، تعتبر الشمس منطقة صغيرة وناصعة من السماء التي تحتوي على ضوء ذو موجات أكثر طولاً. إن المعيار الأولى لإقرار ظهور الشمس في منطقة من السماء أن تفتقر هذه المنطقة للضوء فوق البنفسجي. وقد أظهرت التجارب أن النحلة المدربة على الطيران باستخدام الشمس تقبل هدفاً صغيراً وناصعاً يعكس اللون الأخضر، أي ضوء ذو موجة طويلة في طول موجة ويحوي القليل من الأشعة فوق البنفسجية أو ينعدم وجودها كما في حالة الشمس [٢١]. وتستعمل النحلة المنطقة الظهرية من عينها لتحديد هذه المعلومات الطيفية عن السماء.

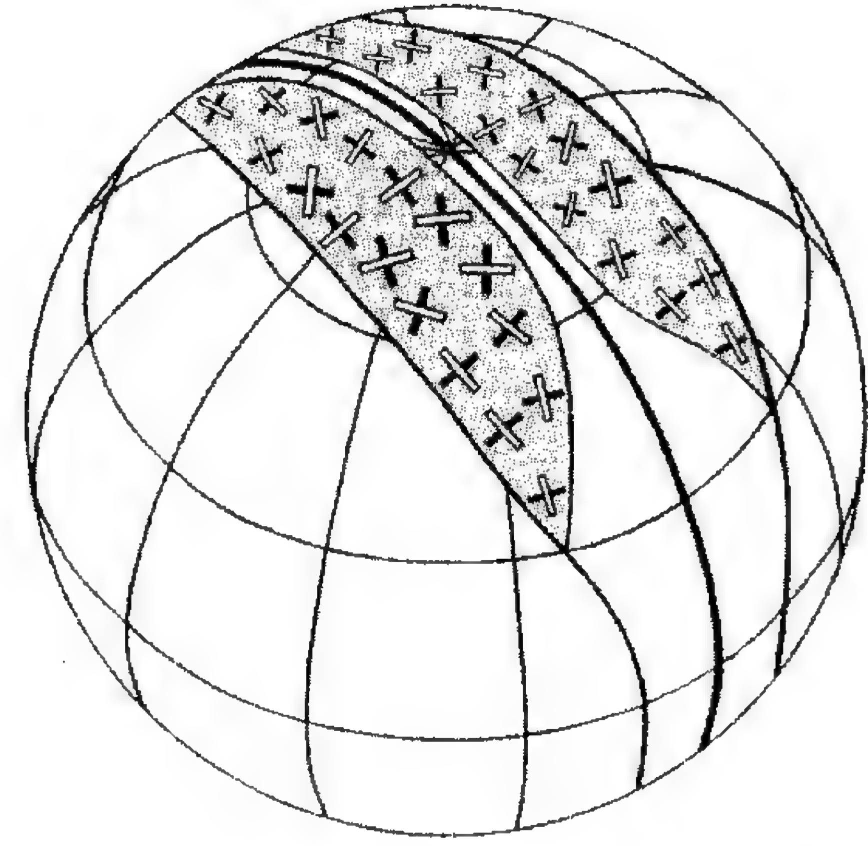


الشكل رقم (٢,٢٢): جزء صغير متخصص من شبكية النحل يقع عند الحافة الظهرية للعين المركبة. وقد وجد أن هذا الجزء ضروري وكافي للطيران بواسطة الضوء المستقطب. هذا الجزء هو المشار إلية على الرسم بالاختصار Pol وهو بعمق مساحة ٢ - ٣ وحدة عينية، ويحدد جزء منه بالخط المنقط الأبيض لأعلى بعد إزالة الشعيرات من العين والرأس لتوضيحه. ويلاحظ أن الوحدات العينية في هذه المنطقة تكون أكبر قليلا وتميل للون الرمادي في مظهرها في حالة الحشرة الحية، ويرجع ذلك لوجود قنوات دقيقة ذات حواف خشنة في القرنية التي تشتت الضوء الوارد لها. ولذلك فإن كل وحدة عينية في هذه المنطقة تجمع من أكبر مساحة ممكنة عنه في حالة الوحدات العينية الأخرى في العين، كما تظهر منطقة الحافة الظهرية الصغيرة كمساحة كبيرة أثناء الطيران في الجو.

الضوء المستقطب
Polarized light

يمكن للنحلة أن تستمر في طيرانها باستخدام الشمس إذا وجدت مساحة صغيرة من السماء الزرقاء مرئية. تحت هذه الظروف، يمكنها استخدام ضوء السماء المستقطب لمساعدتها في إيجاد مكان الشمس. ويتأرجح ضوء الشمس في كل الاتجاهات الممكنة بحيث يكون عموديا على اتجاه رحلة النحلة، وهذا هو الضوء غير المستقطب. والضوء المستقطب هو الضوء الذي يتأرجح في اتجاه واحد فقط بحيث يكون عموديا على اتجاه الرحلة ويسمى هذا الاتجاه باسم الكمية الموجهة - هـ. ويمكن أن يحدث الاستقطاب نتيجة تشتت الضوء. فعندما يدخل الضوء إلى المنطقة الجوية للأرض فإنه يتشتت بعيداً عن جزيئات الهواء، وينتج عن ذلك استقطاب له على السطح الأملس الذي يحتوي على المرئي (الجزء المشتت والشمس) ويكون هذا المرئي القريب من الأرض قادراً على إظهار الضوء المستقطب كالنحلة التي تقدر على ذلك. وحيث أن عملية الاستقطاب تنبع من تشتت ضوء الشمس، فإن هذا النموذج يكون ثابتا بالنسبة للشمس. ويمكن رؤية السطوح المستوية للضوء المستقطب (اتجاهات الكمية الموجهة -هـ) في السماء مكونة دوائر متحدة المركز (الشكل رقم ٢,٢١) مع السطح ذو التماثل في النموذج الذي يمر عبر كل طبقةمن طبقات الجو السماوية [٢٢]. وهذا السطح المتماثل يحتوي على الزوال الشمسي ومضاد الزوال الشمسي. والزوال الشمسي عبارة عن قوس يمر من قرص الشمس (أعلى نقطة على وجه الشمس كل يوم) للأفق، ويمكن استخدامه كبوصلة بواسطة النحلة إذا أمكنها أن تتواجد في هذا المكان. أما مضاد الزوال فهو استمرار هذا القوس على الجانب الآخر للأجواء السماوية.

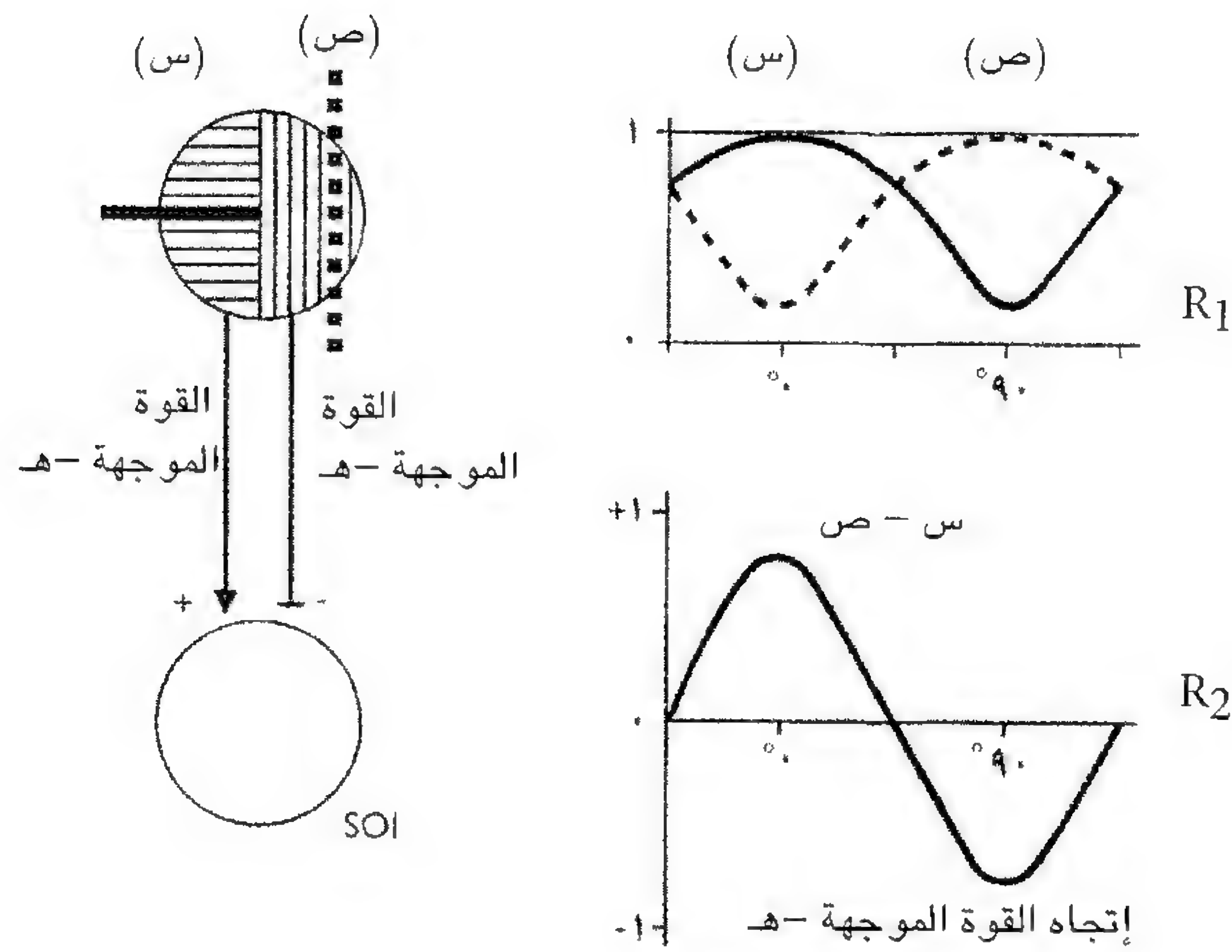
من المعروف منذ عام١٩٤٩، أن النحل يمكنه استخدام نموذج الضوء المستقطب في السماء لأغراض قيادية وتوجيهية، ولكن الأسلوب الذي يتم به ذلك غير مفهوم تماماً حتى الآن. وقد أظهرت الدراسات التكميلية على هذا الموضوع أن الحشرة تستخدم المنطقة فوق البنفسجية من الطيف، وأن الضوء المستقطب يعتبر من الأهمية بمكان، مفضلاً ذلك على درجة استقطاب الضوء فوق البنفسجي. ومن الدراسات الحديثة الكهروفسيولوجية والتشريحية معاً أمكن معرفة ميكانيكية استخدام النحلة للضوء المستقطب، وأمكن إظهار تخصص آخر للعين المركبة في الحشرة. وتقع خلايا الشبكية ذات الحساسية الاستقطابية في شريط ضيق للوحدات العينية وترقد ٢-٣ بعمق حول الحافة الظهرية للعين [٢٤]،[٢٦]. وتعرف هذه المساحة باسم المساحة المستقطبة Polarzed (الشكل رقم ٢,٢٢). ويلاحظ أن الوحدات العينية في المساحة المستقطبة تكون أكبر قليلا في المظهر وترتب محاورها البصرية، لذلك فإن معظمها تبين نصف الجانب المضاد من السماء عند النظر للأمام أو لأعلى في اتجاه قرص الشمس. ويتخلل العدسات القرنية لهذه الوحدات العينية قنوات دقيقة. ويلاحظ أن تبعثر أو انعكاس الضوء بعيداً عن هذه القنوات يعني أن الضوء الذي يصطدم بالعدسة



الشكل رقم (٢٣, ٢). اتجاهات الخملات الدقيقة لمستقبلات الضوء فوق البنفسجي في منطقة Pol المشار إليها في الشكل السابق (المظللة). تشكل مستقبلات الضوء فوق البنفسجي لكل وحدة عينية أزواج المحللين؛ مستقبلات من النوع س (X) ومن النوع ص(y) مع اتجاه الخملات الدقيقة لتكون مرتبة عموديا. تظهر المستقبلات من النوع س كخط مجوف أبيض، بينما تظهر المستقبلات من النوع ص كخط مسمط أسود. تتفاعل المستقبلات من النوعين س ، ص في تضاد على المستوى العصبي التالي. لاحظ أن توجيه اتجاهات الخملات الدقيقة للمحللين المزدوجين يؤدي إلى دوران من الخلف للأمام لمناطق Pol وينتج عن ذلك نموذج يشبه المروحة عندما تكون الشمس في الأفق. وهذا يشكل خريطة للقوة الموجهة هـ (عن روسيل(٣٨) وسومر(٣٩) Rossel & Sommer).

القرنية بعيداً عن المحور البصري له القدرة أيضا على الوصول للقضيب البصري، لذلك فإن الوحدة البصرية في هذه الحالة تجمع الضوء من مساحة أكبر منها في حالة الوحدات البصرية الأخرى في باقي العين وبالتالي فإن مساحة الحافة الصغرى الظهرية تظهر منطقة كبيرة من طبقات الجو السماوية بدرجة ملحوظة.

تختلف الحواف الظهرية للوحدات العينية عن مثيلاتها في باقي العين. وقد وجد أن الخلية الشبكية التاسعة (التي تعتبر أقصر الخلايا الباقية للوحدات العينية) لها نفس الطول كخلايا المنطقة المستقطبة الأخرى. ومن الأهمية بمكان القول أن الترتيب المتوازي للخملات الدقيقة على الحافة الداخلية لكل خلية يحافظ على اتجاه التوجيه أسفل الطول الكلي للقضيب البصري. وتشكل الخلايا ذات الحساسية للضوء فوق البنفسجي في المنطقة المستقطبة الخلايا المحللة الاستقطابية، وتبلغ كل خلية حساسة للضوء فوق البنفسجي أقصى حساسية لها للضوء المستقطب



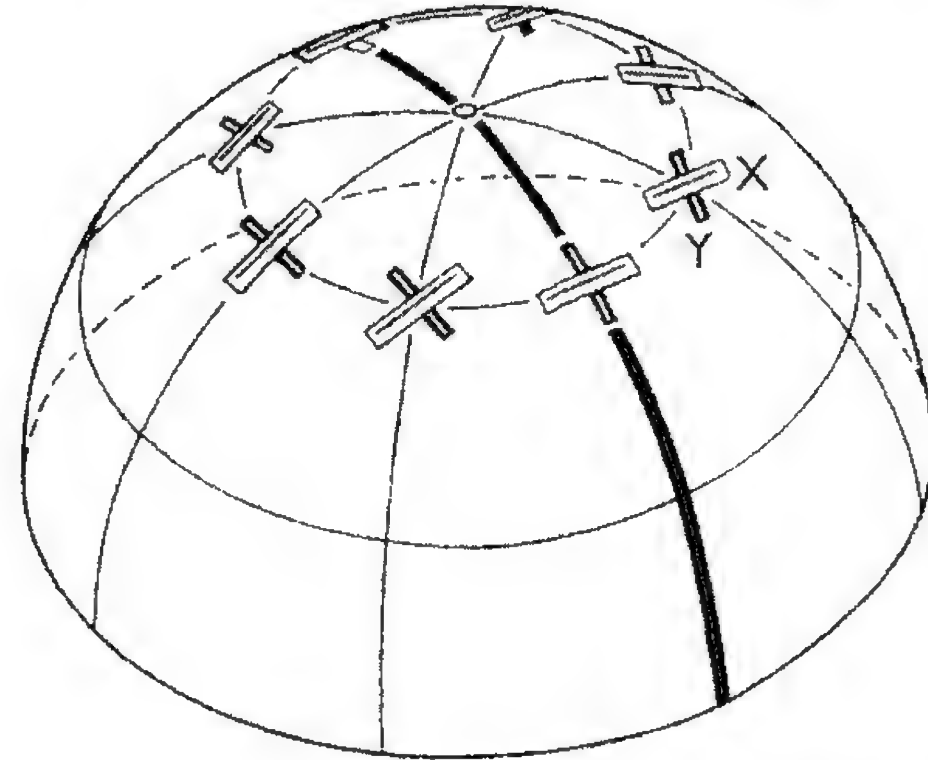
الشكل رقم (٢٤, ٢). يترتب المحور الطولي للخملات الدقيقة للخلايا الحساسة للضوء فوق البنفسجي في كل وحدة عينية متعامدا على الآخر ليكون المحللين المزدوجين: المستقبلات من النوع س ، ص. تصل الخلايا إلى الحد الأقصى من التنبيه عندما يصبح اتجاه الاستقطاب الأقصى (القوة الموجهة - هـ) موازيا للمحور الطولي للخملات الدقيقة. وتكون استجابة المحللين المزدوجين المستقطب في هذه المرحلة بزاوية ٩٠ ° (الشكل العلوي المشار إليه R١). تتفاعل خلايا النموذج س، ص في تضاد على المستوى العصبي التالي: أي المستوى الثاني للخلايا العصبية الداخلية (soi). ويلاحظ أن المستقبل من النوع س يثير المستوى الثاني من الخلية العصبية الداخلية ويزيد مستوى إثارتها فوق معدل النشاط الذاتي. عندما تثار مستقبلات النوع ص ، فإن نشاط كل خلية سوف يثبط الشحنة الذاتية في المستوى الثاني للخلايا العصبية الداخلية. وهذا الترتيب يعزز حساسية الاستقطاب للمستوى الثاني من الخلايا العصبية الداخلية الذي يصل مخرجاته إلى القمة (الشكل السفلي المشار إليه R٢). عندما تصبح الخملات الدقيقة من النوع س متوازية مع القوى الموجهة – هـ وليس لعمق التذبذبات (عن روسيل(٣٨) وينر(٢٥) Rossel & Wehner).

وتهتز في وضع متوازي مع خملاتها الدقيقة. وخارج المنطقة المستقطبة، تصبح الخلايا الشبكية متحركة حركة دائرية متخذة شكلا لولبياً حول المحور الطولي للقضيب البصري، ونتيجة لذلك تصبح الخلايا ذات الحساسية للضوء فوق البنفسجي منخفضة في حساسيتها للضوء المستقطب بدرجة كبيرة. وترتب الخلايا ذات الحساسية للضوء فوق البنفسجي في المساحة المستقطبة بطريقة بحيث توجد مجموعة من الخلايا في كل وحدة عينية ذات خملات دقيقة مرتبة عند زواياها اليمنى. وهذه تشكل أزواج الخلايا المحللة التي تعرف باسم

المستقبـلات من النموذجين س ، صـ (X– and Y– type receptors)(٢٢)،(٢٥)، ٢٧).

مما تقـدم تقع الخلايا المحلـة (التي تظهر الضوء المستقطـب) في الخلايا الشبكية في حوالي ١٤٠ وحدة عينية من الحافة الظهريـة للعين. ومن نتائج التجارب السلوكيـة التي فيها ترى النحلـة اتجاهات الاستقطاب وتعالجها ومن التسجيلات الخاصـة بوحدات الخلايا ذات الحساسيـة للضوء فـوق البنفسجي يمكن القول أن الخمـلات الدقيقة المرتبـة تعامديـاً للمستقبلات تحت البنفسجية في كل وحدة عينية داخل المساحة المستقطبة يتغير توجيهها بدرجة طفيفـة حيث تتحرك إحداها من خلف العين إلى الأمام [٢٢]، [٢٧]، [٣٨]، وينتج عن ذلك ترتيب الخلايا المحللة ذات الحساسية الاستقطابية حيـث يختلف اتجاهـات الحساسيـة القصـوى للضوء المستقطـب لهـم في نظام ثابت خـلال ١٨٠° عبر قمة الرأس(الشكل رقم ٢,٢٣).

ويلاحظ أن الاتجاهات الخاصة بالخملات الدقيقة للمستقبـلات من النمـوذج – سـ في ازدواج الخلايا المحللـة تحاكي نموذج توزيع الكمية الموجهة – هـ في السماء عندمـا تكون الشمس في الأفـق ، ويتم توجيه خمـلات المجموعـة الأخرى مـن المستقبـلات ، والمستقبـلات من النموذج–ص عنـد الزوايا اليمنى. ولاستخـدام هـذا النظام الخاص بالخلايـا المحللة



الشكل رقم (٢,٢٥). حلقة من أوضاع القوة الموجهة – هـ عندما تكون الشمس في الأفق (الخطوط البرتقالي) كما ترى في السماء. تقوم النحلة برفع نظام المحللين بها عبر السماء بالدوران حول محورها الرأسي إلى أن تقدم اتجاهات الخملات الدقيقة للمستقبلات من النوع س بالاستقامة مع القوى الموجهة– هـ في السماء عند هذه النقطة تمر الاستجابة المتمايزة للمحللين الشبكيين بالعبور خلال القمة (انظر أيضا الشكل رقم ٢,٢٤) ومن المفترض أن تكون النحلة على استقامتها مع خط التماثل للإستقطاب السماوي (الخط الأسود السميك) (عن روسيل(٣٨) Rossel).

المتصالبـة للشبكية في التوجيه السماوي ، تقوم النحلة بمسـح السماء ملتفـة حول محورها الطـولي وكاسحة نظامها الخاص بالخلايا المحللة عبر طبقة السماء إلى أن يصل المـردود العصبي من نظـام الخلايا المحللة الخاصـ بالنموذج س إلى أقصاه. ويحدث ذلك عندما تعمل الخلايا المحللة من النموذج – س أفضل الخطوط المستقيمـة مع نمـوذج الاستقطـاب في السماء [٢٥] ، [٢٧].

ويعتقد أن مردود المجموعتين من الخلايا الحساسة للاستقطـاب في كل وحدة عينية يعملان متعاكسان على الخلية علـى المستـوى التـالي في المجـاز العصبي. ويمكـن الحصول علـى أقصى تنبيه للخلايـا الحساسة للضوء فوق البنفسجي عندمـا تكون الكمية الموجهة – هـ متوازية مـع المحور الطـولي لخملاتهـا الدقيقة. وعندما تكون المستقبلات من النموذج – س في أقصى تنبيه لها فإن مردودها يثير الخلية التالية في المجاز، ويـؤدي هذا إلى زيـادة المعدل الذي عنـده يتم إثارة السيالات العصبية في الخليـة العصبية الداخلية (الشكل رقـم ٢,٢٤). وتتغـير استجابـات المستقبـلات من النموذج ص بمقدار ٩٠° وعندما تصل هذه المستقبلات إلى أقصـى تنبيه، فإن المـردود يثبط المعدل التلقائي للسيالات العصبية في الخليـة الداخلية. ولهذا الترتيب تأثير على زيادة حساسيـة الاستقطاب للنظام التحليلي ولتأكيـد أن الخلايـا تستجيب للاختلافـات في اتجاه الاستقطاب فقط وليس للاختلافات في الكثافة الضوئية [٢٨]. باختصـار، تحمـل النحلة مجموعـة ثابتة من المرشحـات المستقطبة على الحافـة الظهرية لعينيها. ولاستخدامهـا، فإنهـا تمسـح السمـاء إلى أن يتوافق اتجاه الخملات الدقيقة في الخلايا المحللة الخاصة بها مـن النموذج – سـ مع اتجاه الضـوء المستقطب الذي يُـرى في مساحـة مـن السمـاء الزرقاء (الشـكل رقم ٢,٢٥). عند هـذه النقطة في عملية المسح التي تقوم بها، يصل المـردود الكلي من المستقبلات إلى أقصاه، وهذه تدل علـى أن النحلة تؤدي طيرانـاً متجانساً في الهـواء. ويمكن للنحل أن يميز اتجـاه الزوال الشمسي من الـزوال غـير الشمسـي لتستعمل الـزوال الشمسي كنقطة الصفر في بوصلتها السماوية ويمكن أن يتم ذلك بطـرق أخرى. ويمكـن أن تـدل درجة الميـل للتكوين الطيفـي للضوء بالنسبة لطـول طيرانها المتجانس على

الزوال الشمسي : يحتوي الجزء من السماء الذي يوجد به الشمس على ضوء فوق بنفسجي.

بتطابـق نظام الخلايا المحللة من النموذج – س مع الاستقطـاب في السماء من مطلع النهـار حتى الغروب عندمـا تكـون الشمس في الأفـق ، ولـو أن اتجـاه الاستقطاب لمثـل هذه المناطق في السمـاء تتغير تبعاً لمحـور التجانـس، حيث يتغير ارتفـاع الشمس أثناء اليـوم بالرغـم من وجود صـورة معكوسـة متجانسة للاتجاهات على كلا جانبي المحور. ولا يتحقق وجود الكميـة الموجهـة – هـ مـع اتجاهـات المستقبلات من النمـوذج – س باستثنـاء ميعـادي مطلـع النهـار والغـروب. وقد تخطئ النحلة أثنـاء طيرانها بحثاً عن الغـذاء أثناء فترات مختلفة من النهـار، ولكن الحشرة لايمكنهـا دائمـاً أن تكون كـفء ويظهـر الميكانيكية الماسحة لتدعيـم البوصلة الحيوية التـي تظهر بها في جميع أوقات اليوم [٢٥].

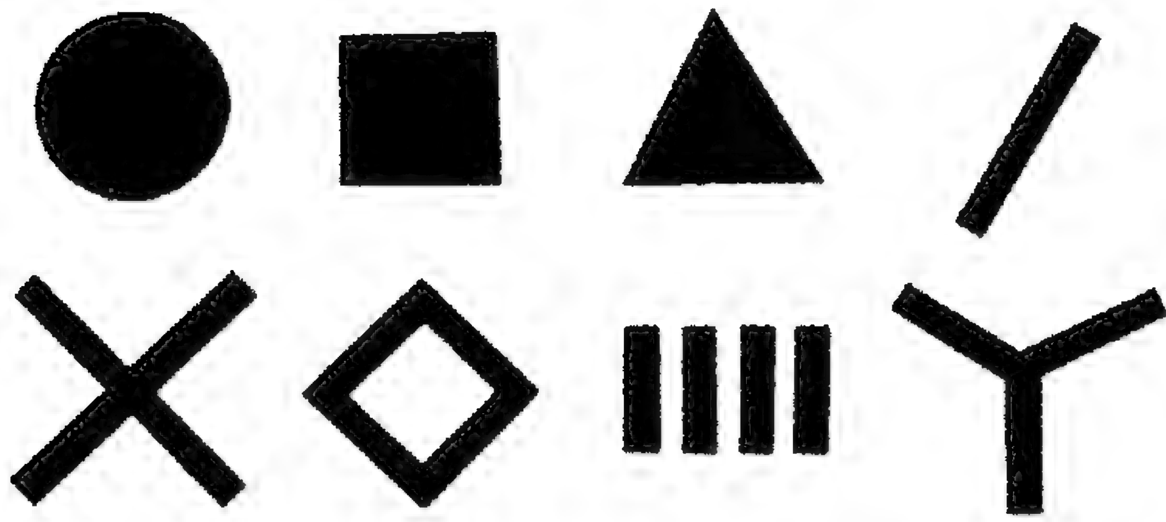
التعويض لحركة الشمس

يتركز أحد العوائـق لاستعمال الشمس كبوصلة في أنها تظهـر متحركـة في الناحية الجنوبيـة للسماء من اليسار لليمـين خلال اليوم وذلـك في المنطقة المعتدلة الشماليـة، أو مـن اليمين لليسار في الناحيـة الشمالية للسمـاء في المنطقـة المعتدلـة الجنوبيـة مـن الكـرة الأرضيـة. عـلاوة على ما تقـدم، فإنـه في المناطق الحارة قد تتحـرك الشمس في أي اتجاه، ويتوقف ذلك على الفصل الموسمي. وتقضي النحلة حوالي ساعة أو أكثر خارج خليتهـا سارحة بحثاً عن الغـذاء، وأثناء رجوعهـا. من غير الكافي أن توجـه نفسهاعند العودة للطريـق العكسي لطريـق الذهـاب، آخـذة في الاعتبار الزاويـة الشمسية، لأن الشمـس في هذا التوقيت يكون قد اختلـف وضعها في السماء. وعلـى أي حال ، فقد أوضح سلوك النحل أنه قادر على تعويض حركة الشمس حيث يمكـن لمعظم النحـل أن يجـد طريقه عائـداً إلى خلاياه حتى ولو كان الوقـت الذي قضاه في السروح طويـلاً. وتبين النحلـة العائـدة اتجاه المصـدر التي حصلت منه علـى الغذاء بالرقـص الاهتزازي، ويدل هذا الرقص علـى أن زمن العودة كان مناسباً مع عدم أخذها في الاعتبار الفـترة الزمنية التي قضتها منذ أن غـادرت الخلية. وأحياناً، يرقـص النحل السارح في الخليـة لفترة طويلة يتم خلالها تحـرك الشمس لمسافة معنويـة، وفي هذه الحالـة يمكن مشاهـدة النحلة من اتجاهها وحركاتها الاهتزازية انها تأخذ في الاعتبار التغـير الـذي حـدث في الزاوية بـين موقـع الشمس ومصدر الغذاء.

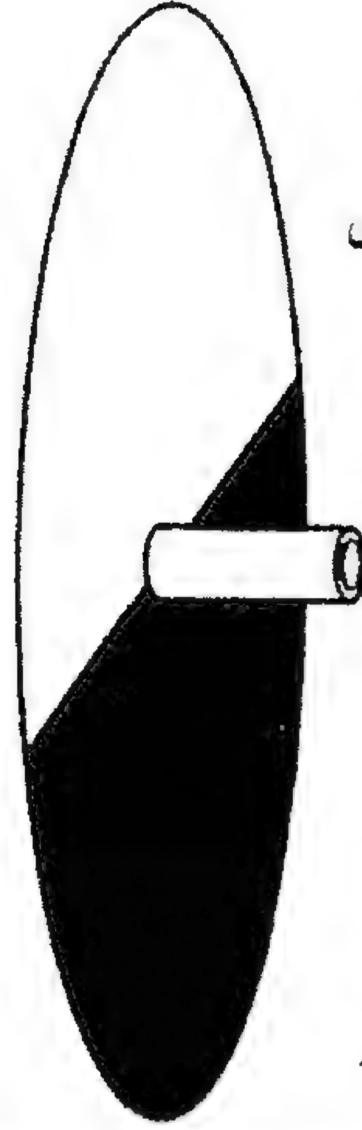
إن عملية التعويض لحركـة الشمس في السماء ليس بالأمر البسيط. فالطريق الذي تسلكه الشمس في السماء يختلف باختلاف فترات العـام لأرتفاعها الشاهق عند نقطة معينة خـلال العام حتى فى فصـل الصيف الذي فيه تنخفض مـرة أخرى. وتختلف أيضاً باختلاف خط العرض الذي يقع فيه المكان، وبالتالي مدى بعده عن خـط الاستواء. ويلاحـظ أن معدل حركـة الشمس في السمـاء تختلف أيضا في اليوم الواحـد؛ فهي أكثر بطأ عنـد قربها من مطلع النهار ومن وقت الغروب وتكون أسـرع في منتصـف النهـار. وقـد أظهـرت نتائـج الدراسـات التي أجريت في هذا المجال أن النحل يتعلم اتجـاه حركة الشمـس في السماء وان ذلـك يتم خلال فترة تـتراوح بين٥ إلى ٨ أيام منـذ بداية خروجه من خلاياه للسروح والبحث عن الغذاء [٢٩].

بعد تعلمه اتجاه الشمس عبر السماء، كيف تعوض النحلة لهذه الحركة؟

إن المتطلـب الأساسـي للتعويـض الشمسـي هـو الإحساس بالوقـت. فمـن المعـروف أن النحل لديه إحساس بالوقت متطور بدرجة عالية لاكتشاف أماكن

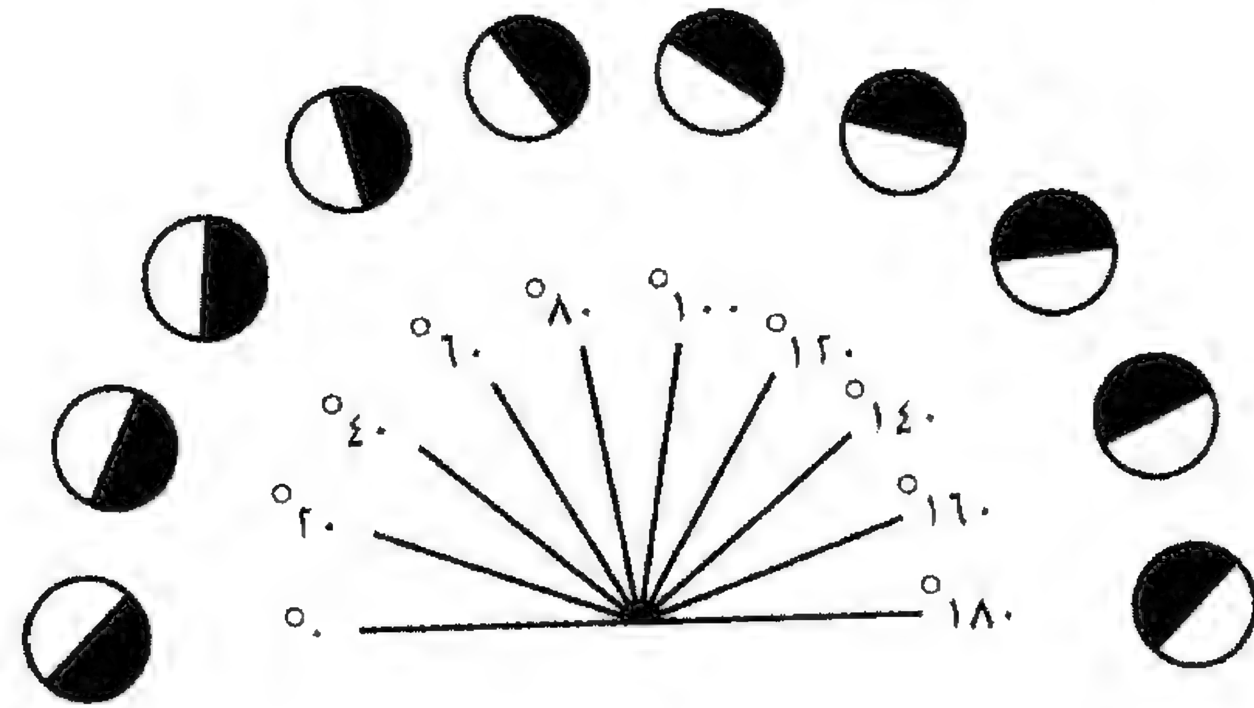


الشكل رقم (٢٦ , ٢). مثال لنماذج وضعية أفقية استخدمت في الأبحاث الأولى في نموذج التنظيم في النحل. يمكن للنحل أن يميز بين النماذج المسمطة مثل تلك الموجودة للصف العلوي، والنماذج المجزأة الموجودة في الصف السفلي، ولكنها غير مدربة للتمييز بين النماذج الموجودة بالصف العلوي بين بعضها البعض وكذلك بين نماذج المجموعة الموجودة للصف السفلي (عن فون فريش Von Frisch (٢٣)).



الشكل رقم (٢,٢٧). يمكن للنحلة أن تتدرب على الدخول خلال أنبوبة تحتوي على محلول سكري. هذا الترتيب يمكن استعماله لاختبار قدرة النحلة على التمييز بين النماذج الرأسية الموجودة في نهاية الأنبوبة حيث الطعام في منطقة مظلمة. عند إجراء عملية التدريب تحوم حول مدخل الأنبوبة لعدة ثوان قليلة هذا النموذج يعتبر نموذج تثبيت ويعتقد أنه يسمح للنحلة بالتجهيز العصبي حتى تبدأ مهمتها عن وينر (Wehner(٣)).

وجود الغذاء فورا، حيث يكون الغذاء متاحاً خلال فترة زمنية محددة أثناء النهار [٢٩]. وللنحل ساعة بيولوجية داخل أجسامه، كما هو الحال في كثير من أنواع الحشرات، والتي تفضي إلى الحلقة اليومية من تعاقب الضوء والظلام. وهناك كثير من الاعتبارات التي تدعو إلى اقتراح أن التعويض الشمسي يتأسس على قدرة النحل على تعلم وضع الشمس في السماء على فترات خلال النهار ويتم تعليم ذلك حول الخلية وتحديث هذه المعلومة عند اختلاف فصول السنة. وعندما يحتاج النحل إلى تحديد وضع الشمس عند نقطة وسطية، فإنه يمكن عمل ذلك على أساس استكمال الخط الواقع بين نقطتين سبق تعليمهما [٣٠]. وحديثاً، اقترح أن النحل يمكنه أن يقدر معدل حركة الشمس استقرائياً مما سبق له أن رآه حديثاً أثناء سروحه، وليتوقع موضع الشمس بعد فترة من وجوده داخل الظلام [٢١]، [٣٠].



الشكل رقم (٢,٢٨). النحل جيد في تمييز نماذج الاتجاهات. عندما يتم تدريبه على النصف الأبيض فإن النصف الأسود من القرص يكون موجودا على درجة صفر في الشكل. ويمكن للنحل أن يميز هذا القرص لدرجة ٢٠° فقط (عن وينر Wehner (٣)).

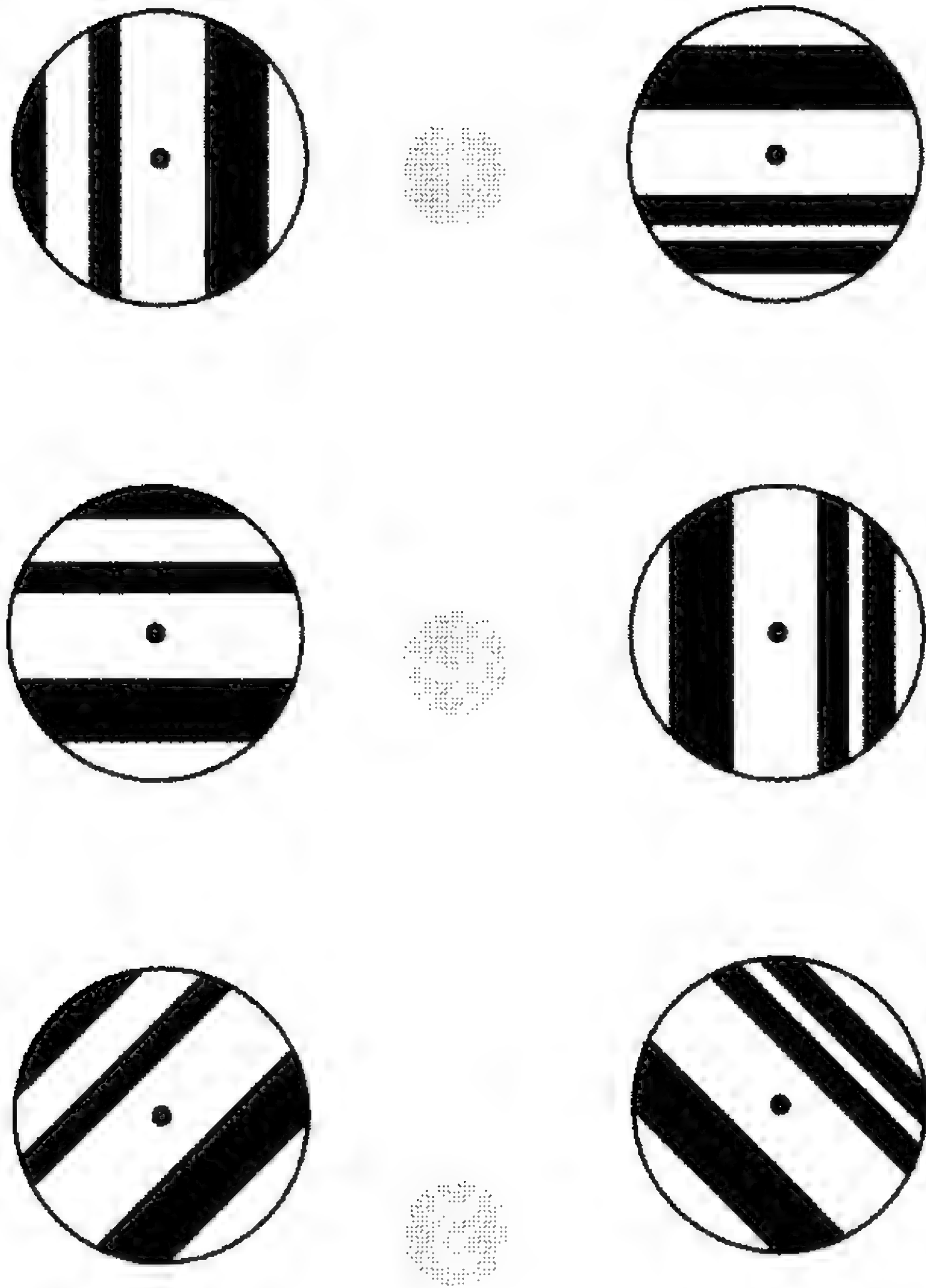
مما تقدم فإنه بالرغم من معرفة أن النحل يمكنه التعويض بدرجة كافية لحركة الشمس، وأنه يفعل ذلك بتقدير تقريبي بسيط للحركة الشمسية بدلاً من عمليات حسابية فلكية معقدة، فإننا لازلنا غير متفهمين تماماً لهذه الميكانيكية.

أسلوب التمييز في النحل واستعمال المعالم. Pattern recognition in bees and the use of landmarks

إن البوصلة السماوية هي المعنى الأولى للطيران لمسافات طويلة حيث يعد استخدام أحد المعالم للطيران لهذه المسافات من مشاكل التبدد المكاني للعين المركبة. فإذا وجد أحد المعالم الجلية والشهيرة والمحددة بوضوح، مثل حافة غابة أو طريق أو شاطئ بحيرة، فإن هذه المظاهر يمكن أن تستخدم هذه المعالم بواسطة النحل السارح الذي سبق تدريبه عليها [٢٣]، [٣٠]. ولكن النحلة تكون على دراية بوضع الشمس بالنسبة لمكان السروح، وهذه المعلومات تمد بها النحل الآخر المنتظر سروحه أثناء الرقص الاهتزازي. وعندما تكون المعالم السماوية غير واضحة في أحد الأيام المعتمة والملبدة بالغيوم، فإن النحلة المدربة ذات الخبرة يمكنها أثناء سروحها أن تجد طريقها للوصول إلى مصدر الغذاء والذي سبق أن تعرفت عليه وعرفت المظاهر والمعالم المحيطة به والتي تدل عليه، كما يمكن للنحلة أيضا أن تتذكر العلاقة بين وضع الشمس وهذه المظاهر. وغالباً ما يحدث ذلك أثناء رحلة العودة أيضا عن طريق شفرة اتجاه طيرانها بالنسبة للشمس. إن النحلة التي تتطوع بالرقص سوف تترك الخلية معتمدة على ما لديها من معلومات فقط بالرغم من عدم ظهور الشمس. ومن خلال الذاكرة المرتبطة بزمن موضع الشمس بالنسبة لأحد المعالم القريبة من الخلية يمكن للنحلة أن تطير في الطريق الصحيح [٣٠].

يتأثر النحل بشدة بالمعالم الموجودة بجوار خليته، كما أنه سوف يقوم بالبحث لمدة طويلة في المكان الأصلي إذا ما تم تحريك هذه الخلية لعدة أمتار فقط بعيداً عن المكان الأصلي. كما يمكن للنحل أن يتعلم أشكال النباتات المنتجة لطعامه، وكذلك ألوانها، وبالتالي يمكنه العودة إليها من جديد في نفس النقطة لتكرار الحصول على غذائه من أزهارها. قد قادت

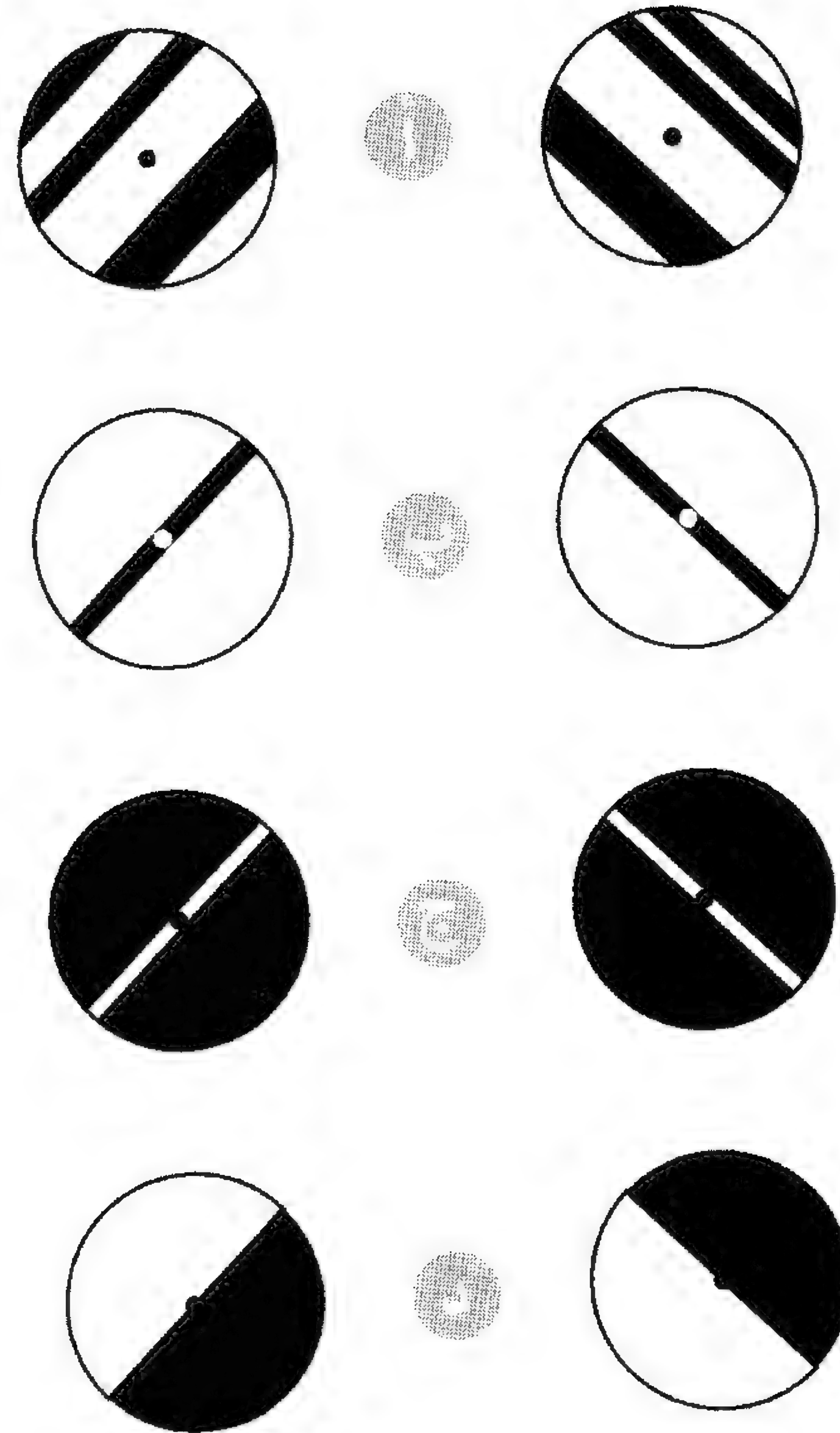
هذه الملاحظات العلماء لإجراء بحوث لسنوات عديدة عن نماذج تنظيم نحل العسل [٤٠]. وقد استعمل الباحثون الرواد مجموعة من التجارب التدريبية لتحديد ما إذا كان النحل يمكنه التمييز بين مختلف النماذج الأفقية لأماكن متباينة. وكمثال، تم تدريب النحل على جمع المحلول السكري من واحد من مجموعة من القوالب السوداء اللون التي توضع على خلفية بيضاء(القالب المستهدف). وقد تم تغيير أوضاع القوالب خلال فترة التدريب للتأكد من أن النحل قد تعلم التردد على القالب المستهدف نفسه وليس على المكان الخاص الذي يوضع عليه هذا القالب. بعد فترة التدريب أزيل المحلول السكري وتم تسجيل زيارات النحل لكل القوالب لبيان ما إذا كان النحل يمكنه تمييز أن القوالب الموجودة غير مستهدفة. وقد وجد أن النحل يمكنه التمييز بين الأشكال المصمتة والأشكال المفتوحة مثل المربع المصمت والمربع المفتوح (الشكل رقم ٢٦, ٢) ، ولكن ليس بين مجموعة من الأشكال المصمتة، أو بين مجموعة من الأشكال المفتوحة [١٠]، [٤١] ؛أي لا يستطيع النحل أن يميز جيداً بين الأشكال البسيطة القريبة من بعضها في شكل الأطراف والأطوال و الحجوم، ولكنه يمكنه التمييز بين الأطباق السابق ذكرها وتلك التي تختلف في الأطوال والسعات بدرجات ملحوظة. وقد وجد أن النحل يُظهر تفضيلا تلقائيا للنماذج المتحركة. وتقود هذه النتائج إلى معلومة أن المعيار القاطع الذي يستعمل بواسطة النحل في تمييز أي نموذج هو كثافة المحيط (طول المحيط/وحدة المساحة). ويقترح الباحثون أن النحلة الطيارة يمكنها تقسيم النماذج المرئية لقياس الترددات الخاصة بتنشيط أو تثبيط المنبهات البصرية عن طريق العين المركبة عند طيرانها فوق النموذج. ولعين النحلة تبدد مؤقت عالي (كما ذكر من قبل) وهذا يجعل الناحية الفيزيائية بالطبع ممكنة. وبينما تؤخذ النظرة العلمية لهذا الموضوع على وجه العموم، فإن كثير من المصاعب تظهرعند محاولة تفسير كل نتائج التجارب الخاصة بتمييز النماذج على هذا الأساس. وقد وجد أن النحل يمكنه التمييز بين بعض النماذج التي لها كثافة محيطيه متماثلة مثلا. علاوة على ما سبق ، فإنه من المستحيل دائما التنبؤ بكيفية قيام النحلة بالتمييز بين النماذج



الشكل رقم (٢٩, ٢). من أجل تحديد ما إذا كان النحل يميز بين نمازج الاتجاهات الرأسية والأفقية عندما يكون غير قادر على تمييز عارضة لنموذج تدريبي، تبدو هذه النماذج عند نهايات الذراعين لشكل الحرف (Y) ويكون للنحل الاختيار بأي الذراعين يبدأ به قبل الآخر. (أ) الاتجاه الرأسي، (ب) الاتجاه الأفقي، (ج) يمكن للنحل أيضا أن يميز بين شرائط متجه عند درجة + ٤٥°، - ٤٥° (عن هاترين وآخرين Hateren *et al.* (٤٥)).

وحدها على أساس كثافة محيطها.

تقود معظم تجارب تمييز النموذج إلى فرض الرفرفة أو الومضات الخاطفة "Flicker hypothesis" التي تستغل في النماذج الظاهرة أفقياً والتي تدنو منها النحلة من أي اتجاه ويلاحظ أن وضع النحلة في اختيارات بين النماذج القريبة في المستوى الرأسي ينتج عنه نتائج جديدة ومشوقة [٤٠]. يمكن ببساطة تدريب النحلة على جمع غذائها بالزحف خلال أنبوبة أفقية شفافة في محاولة للوصول إلى مكان خادع به غذاء مصنع. في هذه الاختبارات لتمييز النماذج، ثم تدريب النحل على نموذج يشبه القرص متمركز حول محور الأنبوبة وموضوع على مسافة قصيرة خارج فتحتها (الشكل رقم ٢٧, ٢)، ويوجد المحلول السكري خلف النموذج. بعد التدريب، توجد النحلة مع زوج من النمازج التي تشبه كل منها القرص في منتصف الأنبوبة وتعطي النحلة الفرصة للاختيار بينهما [٣]. من هذه التجارب يمكن تحديد ما إذا كان النحل يمكنه التمييز بين النماذج التي تم



الشكل رقم (٢,٣٠). نحل تم تدريبه للتمييز بين شرائط اعتباطية متجهة عند +٤٥°، - ٤٥°

(أ) يمكن استخدام معلومات التوجيه التي تم استخلاصها من هذه النماذج للتمييز بين أزواج النماذج الأخرى.

(ب)، (ج)، (د) نماذج لم يسبق مواجهتها من قبل (عن سرينيفاسان Srinivasan (٤٠)).

دورانها بالنسبة لبعضها والحصول على معلومات لا يمكن تحقيقها في الطبيعة بالنسبة للنماذج الأفقية التي يشاهدها النحل. وقد ظهر من نتائج هذه التجارب أن النحل يمكنه تمييز اتجاهات النماذج جيداً. فإذا تم تدريب النحل على قرص نصفه أبيض والنصف الآخر أسود اللون، فإنه يمكن تمييز هذا القرص عن آخر اختلف اتجاهه بمقدار ٢٠° فقط (الشكل رقم ٢,٢٨). وقد وجد أنه عند تدريب النحل على النماذج الرأسية الموجودة، فإنه يثبت بصره على فتحة الأنبوبة قبل هبوطه عليها والزحف بداخلها.

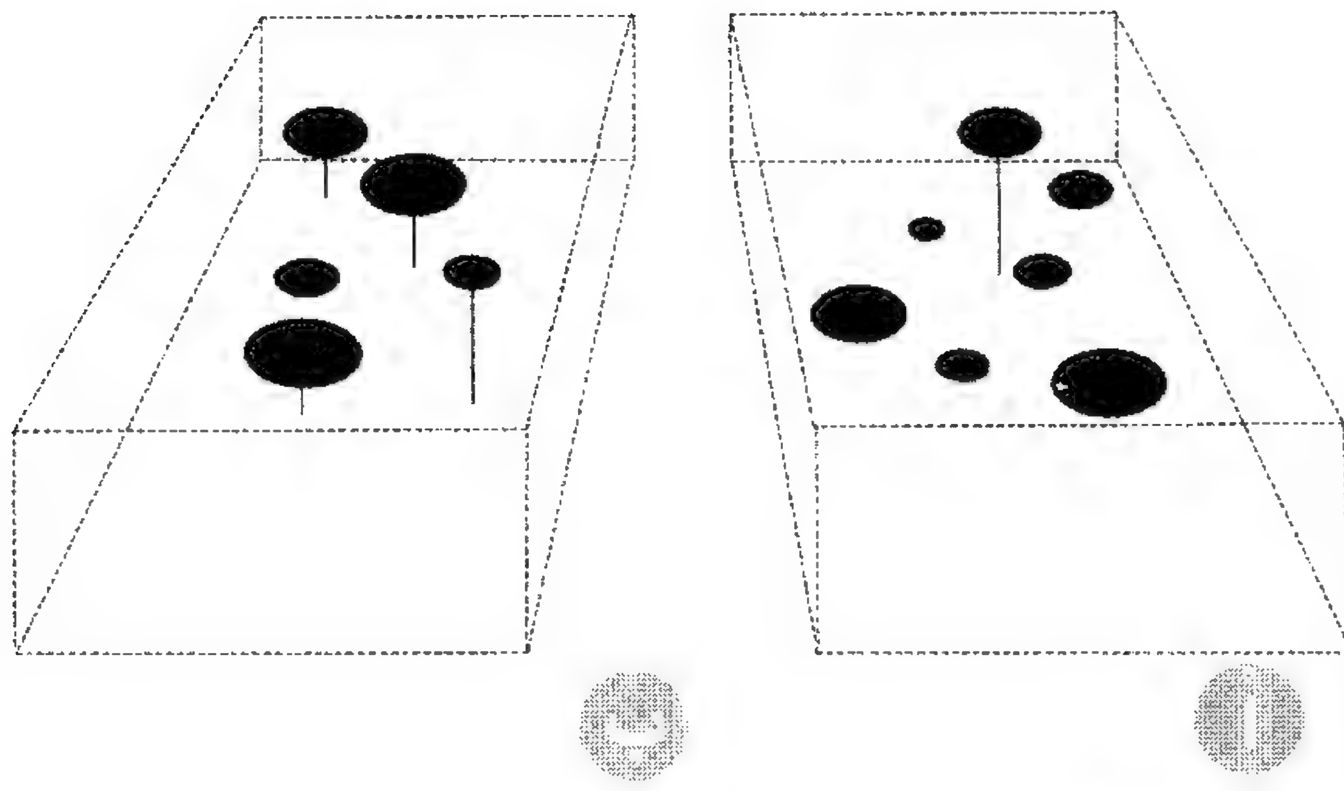
ويرفرف النحل بأجنحته أمام الفتحة لمدة ثانية أو اثنتين ضابطاً درجات الحرية الخاصة به (انظر الفصل السابع) على قيم ثابتة بالنسبة لفتحة الأنبوبة التي تعمل كعلامة بصرية لهذا النحل [٣]. وخلال فترة الرفرفة أمام النموذج، يفترض أن النحل يحفظ التوزيع المكاني عن ظهر قلب للنموذج بالعيون المركبة عن طريق الإحساس التصويري كما لو كانت تأخذ لقطة فوتوغرافية عصبية لهذا النموذج؛ أي يخزن النحل صورة للنموذج عندما يعطي لنفسه فرصة للاختيار بين نموذج سبق أن تدرب عليه. ونموذج آخر جديد، حيث يقوم بتقييم كلا النموذجين بمقارنة حجم كل نموذج مرئي تم تخزين صورته.

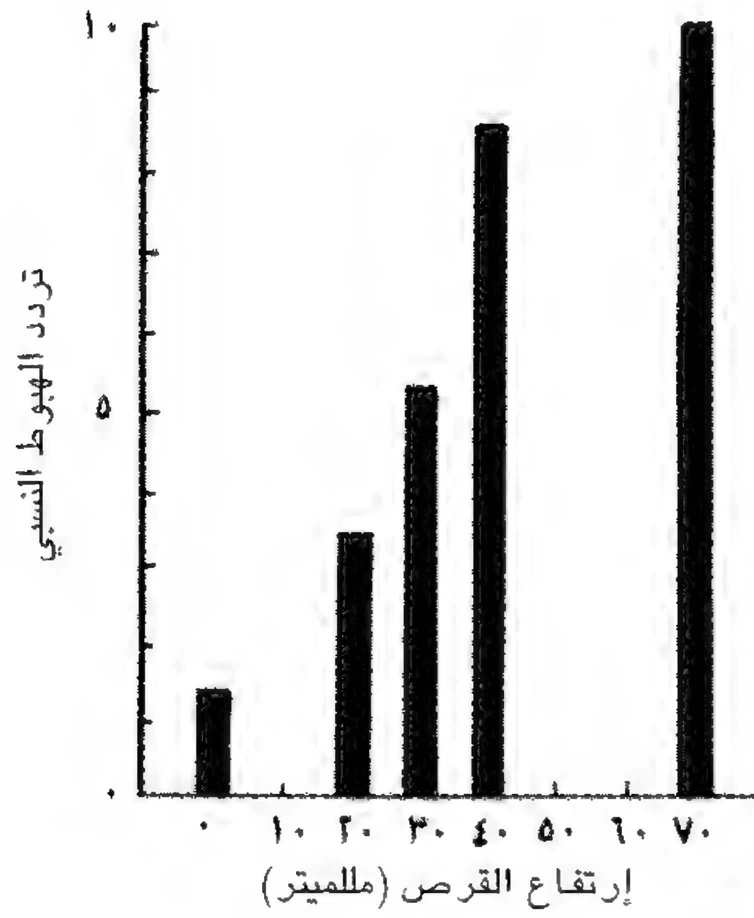
وقد تراكمت أدلة تثبت صحة نظرية طبع الصور لتنظيم النموذج [٤٠]، [٤٢]، [٤٣]، [٤٤] ودعمت من الدراسات التي تم الحصول عليها من تعلم العلامات الموجودة في البيئة. وتوضح الدراسات السلوكية والتي عالجت العلامات المحلية أن النحل يحفظ عن ظهر قلب هذه العلامات كلقطة فوتوغرافية عصبية مرئية اما في مكان سروح النحل أو في مكان تواجد خليته. ويؤدي عدد من العلامات التي تعلمها النحل كترتيب متكامل إلى تثبيت وضعه. وعند العودة لمكان ما، فإن النحلة تحدد المكان المطلوب (سواء مكان الغذاء أو مكان خليتها) بما تحمله بداخلها من مجموعة من الصور التي سبق أن أدركتها بحواسها وسجلتها بداخلها أثناء فترة التعلم، حيث يمكن أن تقوم بذلك بغض النظر عن الاتجاه الذي تسلكه للوصول إلى مكان السروح [٣]، [٣١]. ويمكن رؤية النحل البالغ صغير السن عند خروجه لأول مرة من الخلية حيث يؤدي عمليات طيران موجهة تكون بطيئة وعلى هيئة زجزاج، ويكون طيرانها أثناء ذلك في مواجهة الخلية. وخلال فترة التثبيت هذه، يتعلم النحل الانتشار المكاني للعلامات المحلية إذا أزيحت الخلية من مكانها وضعت شغالات النحل التي سبق أن تركت الخلية من معاودة الطيران فإن هذا النحل يصبح غير قادر على العودة إلى الخلية بوضعها الجديد [٣]. ويمكن أيضا حدوث معاودة الطيران لنفس المكان حول أماكن تواجد الغذاء التي سبق زيارتها إلى فترات، ويستنتج من ذلك أن النحل قادر على تحديث لقطات صور الأماكن في ذهنه.

بالرغم من أن النحل يستعمل الومضات العصبية ليتعرف على النماذج ويحدد مكان السروح وأماكن الخلايا باستعمال المعالم الموجودة في البيئة، فإن من الصعوبة بمكان شرح وتفسير قدرته في هذا

الصدد. يرحل النحل السارح من خليته إلى مكان الحصول على الغذاء قاطعاً مسافات طويلة. وعند وصوله يدور حول المكان ويحط فوق العديد من الأزهار ليملأ معدة العسل (الحوصلة Crop) بالرحيق قبل العودة إلى الخلية. وعندما يتغير تدفق الرحيق خلال الأيام التالية، تقوم النحلة بزيارة أماكن أخرى وإذا اختلفت احتياجات الخلية فإن النحلة قد تتبدل مهامها وتبحث عن الماء. يقوم النحل الاستطلاعي بزيارة بيئات جديدة دائماً. لذلك يصادف النحل أثناء طيرانه نماذج جديدة حيث يقوم بتعلم هذه النماذج طوال وقت الزيارة، وهذا يجعل اللقطات المصورة العصبية داخل الحشرة هي الميكانيكية الوحيدة والممكنة لتذكر الأشكال، وبالتالي يحتاج ذلك ذاكرة جيدة وكافية لتخزين كل هذه الصور. لهذا السبب فإن الصور المخزنة تكون مفصلة تفصيلاً دقيقاً. وتجدر الإشارة أن مشكلة ضرورة وجود متطلبات كبيرة لسعة تخزينية في مخ النحلة لتنظيم صور النموذج تعتمد على اللقطات العصبية فقط وتؤدي إلى تساؤل يطرحه الباحثون في هذا المجال وهو: هل يمكن للنحلة أن تلخص بعض الصفات العامة للنموذج المرئي، وبالتالي يمكنها استخدامه لتنظيم وترتيب هذا النموذج فيما بعد؟. إذا تمكنت النحلة من عمل ذلك، فإنها تكون قادرة على تخزين هذا النموذج في أقل مساحة ممكنة بداخلها. فمثلاً، هل يمكن للنحل أن يلخص اتجاه النموذج ويستعمل ذلك في عمليتي الترتيب والتنظيم؟[٤٠].

لقد اختبرت هذه الإمكانية بواسطة النحل المدرب للتمييز بين نموذجين ذوي خطوط رأسية أو نموذجين ذوي خطوط أفقية. ويلاحظ في حالة النموذجين ذوي خطوط الرأسية أنه عند نهاية أحد ذراعي حرف "Y" لكل نموذج يوجد المحلول السكري خلف الفتحة المركزية لهذا النموذج التدريبي [٤٠]، [٤٥]. ويتم تبديل أوضاع النموذجين خلال التدريب كالمعتاد حتى لا يتعلم النحل مشاركة المكان لمصدر الغذاء في الذراع المخصص حرف "Y". في هذه التجارب، بالطبع، يجب منع النحل من أن يتعود على شكل إناء مصدر الغذاء ويتنبه بوجوده. ويمكن تحقيق ذلك بوجود نماذج مماثلة لشكل الإناء المستهدف عند نهاية الذراع الطويل للحرف "Y"، حتى يكون للنحل حرية الأختيار عندما لا يزال بعيداً عن النموذج وغير قادر





الشكل رقم (٢,٣١). يوضح الشكل التخطيطي الطريقة المستخدمة في واحدة من سلسلة التجارب التي أجريت لدراسة قدرة النحل على تمييز المدى بواسطة الدفعات الحركية (٣١، ٣٣، ٣٤).

(أ) نحل تم تدريبه بزيارة زهرة على قرص مفلطح أسود ويوجد هذا القرص على مستوى مرتفع عن مستوى ست زهرات أخرى (الأقراص السوداء) والموجودة على الأرض. لكل قرص كأس صغير في المركز يحتوي على محلول سكري في القرص العلوي بينما يحتوي على ماء مقطر في باقي الأقراص. يلاحظ أن حجم ووضع الأزهار مختلف بطريقة عشوائية بين الزيارات النحلية، بينما يكون ارتفاع الزهرة العلوية ثابتاً. توجد الأزهار في مرج صناعي أبيض وتحاط بجدار أبيض. تنتهي عملية التدريب بعدما تصل النحلة إلى نهاية الأداء التعليمي الصحيح ويستغرق ذلك في العادة حوالي ثلاثين زيارة.

(ب) لاختبارات التمييز المتتابعة يقدم للنحلة خمسة أزهار نظيفة بدون محلول سكري، كلها ذات أحجام مختلفة، وتوضع على مستويات رأسية مختلفة أيضاً، مع العلم أن هذه الارتفاعات تتراوح مابين المستوى الأرضي ومستوى الزهرة العليا في الشكل (أ). وقد تم تسجيل ترددات خط النحلة على كل زهرة من زهور التجربة.

(ج) التردد الذي به يحط النحل على كل زهرة أظهر أنه مرتبط ارتباطاً قوياً بارتفاع الزهرة. فأكبر عدد من النحل قد حط على القرص الذي يبلغ ارتفاعه نفس ارتفاع الزهرة العليا في الشكل (أ). وقد وجد أن النحل يطير أساساً في خطوط مستقيمة على الأزهار وبالتالي فإن مجال تدفق الرؤية يكون عالياً. وقد استنتج الباحثون من خلال مجمل دراساتهم أن النحل يمكن أن يقيس الارتفاعات النسبية للأزهار بغض النظر عن حجمها أو وضعها (عن سرينيفاسان وآخرين Srinivasan *et al*(٣٢)).

على تثبيته، وبالتالي تخليق لقطة عصبية له عن طريق العين المركبة. بالإضافة إلى ما سبق، فإنه يتم إحلال هذه النماذج محل بعضها البعض. وقد وجد أنه في هذه الحالة يكون النحل قادراً على تلخيص اتجاه القرص المستهدف (المحتوي على الغذاء)، وبالتالي يكون قادراً على تعلم كيفية تحديده على نحو صحيح، فضلا على إمكانه أن يحفظ عن ظهر قلب النموذج المستهدف. وتوضح نتائج هذه التجارب أن النحل يمكنه التمييز بين التوجيهات الرأسية والأفقية، بالإضافة إلى إمكانية التمييز بين توجيهين مائلين (الشكل رقم ٢,٢٩). بعد التدريب يكون النحل قادراً على تمييز اتجاهات نماذج أخرى لم يسبق التدريب عليها (الشكل رقم ٢,٣٠)[٤٠]. ويظهر من ذلك أن النحل لا يحتاج إلي ضرورة تكوين صور تفصيلية لترتيب وتنظيم أي نموذج تحت كل الظروف، ولكنه يمكن أن يلخص ذلك لكي يستعمل بعض الصفات العامة لأشكال النماذج الموجودة بالبيئة بهدف اتخاذ حكم سريع على كثير من المعالم التي تصادفه في حياته اليومية.

هل كل شئ معروف عن كيفية استخلاص النحلة للمعلومات حول توجيه النموذج بدون تكوين نسخة مصورة تفصيلية له؟.

من المقترح في هذا الصدد أن النحلة الطائرة تؤدي حركات موجهة حيث تحتوي على خلايا عصبية ذات توجيه انتقائي Directionally- selective neurons وخلايا أخرى ذات حركة انتقائية Motion - selective neurons (انظر الفصل السابع). ولكن اختبارات التصميمات المناسبة للتدريب أظهرت أن هذه ليست الحالة المفترض حدوثها[٤٠]. وقد ظهرت دراسة حديثة وهامة تقترح أن النحل يمكنه تحليل اتجاه أي معلم من المعالم باستعماله لقنوات التوجيه الانتقائي الخاصة بالممر البصري للنحل. وتستعمل هذه الطريقة في الإنسان والحيوانات الثديية الراقية مثل القرود[٤٦]. فخلايا المستقبلات الضوئية لشبكية عين إنسان أو عين حشرة تعطي إشارة ضرورية للاستجابة للضوء أو الاستجابة للظلام. وترجع أهمية هذه العملية في أن الإشارة الأساسية تعتبر ضرورية لاستخلاص معلومات عن الحركة والتكوين.... إلخ. ويوجد بكلا النوعين من العيون طبقات عصبية تحت الشبكية والتي فيها تبدأ هذه العملية، ثم تستمر من خلال المراكز العصبية بالمخ، وتقدم معلومات عن مختلف النواحي للمنبه البصري في القنوات المتوازية خلال الممر البصري للإنسان. فمثلا، يتم تقديم الحركة في ممر معين بينما يقدم اللون والشكل في ممر آخر. وهذا هو ما يحدث، في الحقيقة، في النظام البصري للحشرة. وقد وجد أن في القشرة البصرية Visual cortex للإنسان، توجد خلايا ذات حساسية للطريق، أو قضيب من الضوء، أو محيط جزء من مجال الرؤية. ومثل هذه الخلايا تشكل قنوات التوجيه، حيث يمكن لهدف واحد ذي اتجاه معين أن ينبهها. وتقترح نتائج أحد البحوث الحديثة نسبياً أن للحشرات جهاز تحليل بدائي لقنوات التوجيه الانتقائي، ومن خلاله يمكن تقييم الشكل [٤٠]. ويمكن تدريب النحل على التمييز بين أقراص ذات خطوط طولية وعرضية اعتباطية مثل تلك التي تظهر في (الشكل رقم ٢,٢٩)بتوجيهها نحو الشكل الأفقي، وبالتالي فانه عند الاختبار بقرص مخطط أفقيا وقرص رمادى واضح اللون، فإن النحل يختار القرص ذو التخطيط الأفقي. ولكن عند تلازم القرص المخطط رأسياً مع القرص الرمادي فإن النحل يختار القرص الرمادي. لذلك يقترح الباحثون أنه في فترة التدريب، لا يتعلم النحل كيف يختار القرص المستهدف فحسب، بل يتعلم أيضا كيف يتلافى القرص المخطط رأسياً غير المستهدف، وهذا يعني مشاركة قناتين توجيهيتين على الأقل باتجاهين مفضلين مختلفين، مثل الاتجاهين الأفقي والرأسي. وحيث أن النحل يمكنه التدريب على تمييز الاتجاهات من + ٤٥° إلى -٤٥°، فإن القناة الثالثة باتجاه مفضل مختلف تصبح ضرورية لتلافي الغموض والالتباس في هذه الحالة، حقاً فقد ظهر أن وجود ثلاثة اتجاهات توجيهية مفضلة على الأقل يعتبر ضرورياً لتمييز الاتجاه الصحيح بدون لبس أو غموض[٤٠]. وبالرغم من عدم وجود أبحاث كهروفسيولوجية عن الخلايا العصبية التي قد تشكل هذه القنوات الحساسة للتوجيه، فإن الخلايا العصبية ذات الصفات المطلوبة توجد في العقدة العصبية البصرية الثالثة المسماة بالغدة الفصية Lobula في اليعسوب (الرعاش)[٤٠].

تقترح آراء مجموعة من الباحثين بخصوص تنظيم

وترتيب النموذج ، بنـاء على ما تقدم ،أنه قد يستخدم النحل عمليتـين، الأولى تعمل لمدى قصير وتحتاج إلى تثبيـت وتكوين صـورة مرئية محفوظة عـن ظهر قلب تسمـح للنحلة بتقييم مـا إذا كان أحد الأهداف لم يسبق لها تعلمه من قبل. وتعمـل العملية الثانية لمدى طويل حيث تقيم المظاهر العامة للهدف؛ مثل لونه واتجاهه. وتتشابـه هذه الآليـة، بطريق أو بآخـر ، بالآلية التي تحـدث في القشـرة البصريـة للإنسـان. وتسمح هذه العمليـة للنحل بسرعـة فرز الأهـداف في بيئته المرئية خلال طيرانه اليومي.

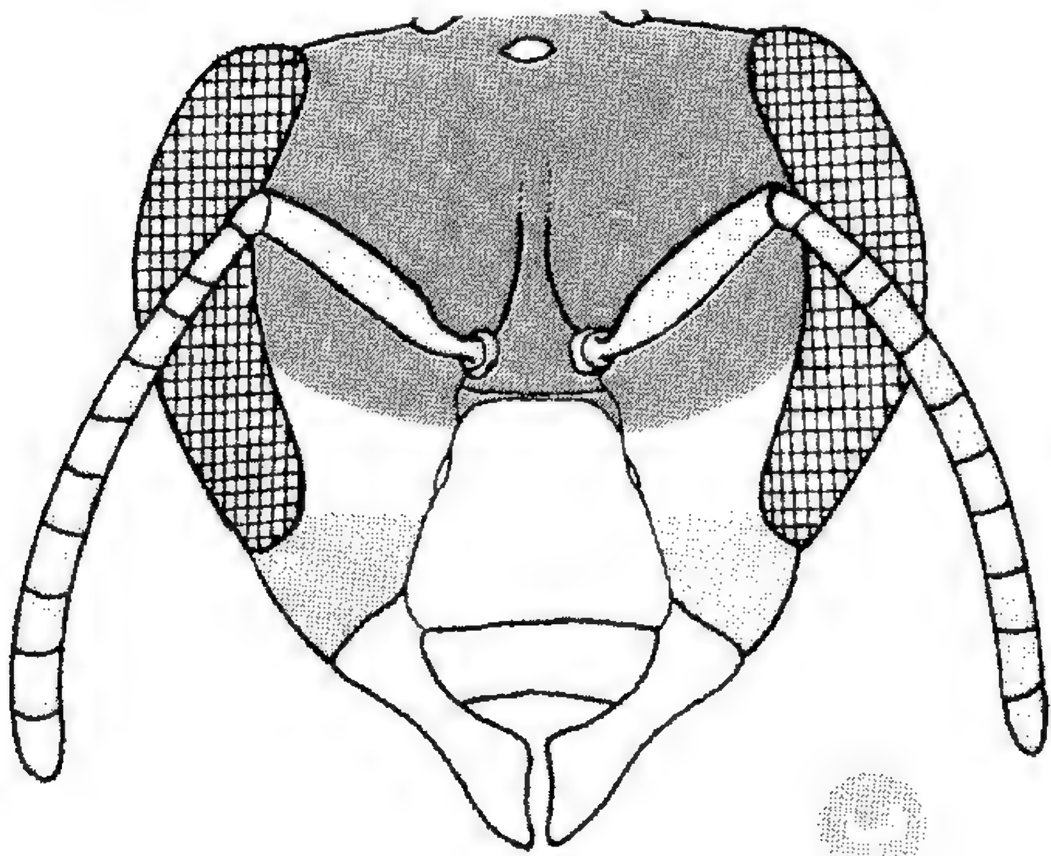
تقدير المدى
Range estimation

بينمـا تتيح معلومات معالم البيئـة المحيطة بالنحلة لها مـن العـودة إلى مجموعة معينة مـن الأزهار لكي وتملأ معدة العسل فيها بالرحيق، فإن هذه النحلة، في المعتـاد ، لا تـزر أزهار هـذه البقعة بـل الأزهار الأخـرى المماثلة في المنطقـة. وتتحرك خلال أزهار هـذه البقعة وتهبط بهدوء بدون أن تصطدم بالأزهار. ويعتبر الإدراك ثلاثي الأبعـاد لعملية الإبصار عموماً ضروريا لمهمة الطيران. وتطور الحيوانات الفقارية عدد من الآليـات لتسمح لهم باستخلاص البعد الثالث من الصورة؛ مثل التكيف البصري أو الصورة المجسمة للمـرئ ،وكلاهما غـير متاحين الحـدوث في النحلة بواسطـة عيناهـا المركبتـين. ويمكن للنحلـة أن تقدر مسافة أي هدف بحجم شبكيتها. فإذا تم تدريب النحلة على مكان التغذية بعلامة بصرية واضحة في الجوار، ثم تم إحـلال العلامة بعلامـة أخرى أكـبر أو أصغر منهـا ، فإن النحلة سوف تبحث عن الغذاء إما في مكان أبعد أو أقرب من المـكان الأصلي، وهذا يدل على أن النحلة قـد تعلمت مسافـة العلامة علـى أساس زاوية الرؤيـة التي تقع على الشبكيـة. وعلى كل حال، يمكن للنحلـة أن تستعمل حجم الهدف فقـط لتقدير المدى إذا كان حجـم الهـدف مألوفـا لديهـا. ولا يستعمل هذا التفسـير في حالـة النحلـة التي تتحـرك في مكان غير مألوف بالنسبة لها.

تدعم تحـركات النحلة ورؤيتها للأهـداف بالبعد الثالـث (الشكل رقم ٢,٣١). وخـلال التحرك، يظهر المجال البصري متحركاً عبر الشبكية وتتحرك محيطات الهـدف القريـب بمعـدل أسـرع من محيطـات الهدف البعيد. وهذه الظاهرة يمكـن أن نحس بها عندما نرى قطـاراً أو سيـارة متحركة. ويمكـن أن تستغل النحلة تحركات هذه الأهداف لتمييـز مداها عندما تتحرك في منطقـة مجهولة لم يسبق لها ارتيادهـا من قبل [٣٢]، [٣٣]، [٣٤]. وقـد وجد أنه يمكـن أن تستجيب النحلة للهبـوط عندما تعي وتفهـم الزيـادة في سرعة حركة الصـورة وبالتـالي إشـارة الانخفاض المفاجئ في المدى عند الوصول إلى الهدف.

بالإضافة إلى كل الموضوعـات الخاصة بالرؤية في هذا الفصـل، فإن للعيون المركبـة دوراً أيضا في استخلاص المعلومات التي تستغل في تحكم الحشرة في عمليـة الطـيران وسرعته. وهـذه الوظيفـة سوف يتم تناولها بالتفصيل في الفصل السابع.

ويمكـن اعتبـار العـين المركبة، عـادة، كنموذج وضيع للعين، فحدتها الضعيفة تجعلها قليلة الاستخدام للحشـرة في حياتهـا اليومية. فالاعتقـاد بأن رحلات نحـل العسـل لمسافـات طويلـة حتـى تصل لمناطق السـروح، الخاصـة وقيـام اليعسـوب (الرعاشـ) بالطـيران في المنطقـة حيـث يجوبهـا للقبضـ علـى الحشرات الأخرى كفرائس له، وسلوك المطاردة التي تحدث بواسطة حاسة الإبصار في بعض الحشرات، كل هـذه الأمثلـة تؤيد الـرأي الذي يفيـد أن عين الحشرة بعيدة جداً عن الحقيقـة. وكما نرى فإن العين المركبة تتكيف جماليا لتقابل احتياجات الحشرات.



الشكل رقم (١ ,٣). (أ) تقع الثلاثة عيون بسيطة لشغالة نحل العسل على قمة علبة الرأس عند نقطة القمة. لاحظ أن الشعيرات التي تغطيها قد نزعت جزئيا لإظهار العيون البسيطة ذات الشكل القبي

(ب) منظر أمامي لرأس الشغالة يبين وضع الثلاثة عيون بسيطة بالنسبة لباقي الشكل الخارجي للرأس وزوائده (قمة الرأس ، قرون الاستشعار باللون الأحمر والدرقة باللون الأخضر، الجبهة باللون البنفسجي والخد باللون الأزرق).

الفصل الثالث:

العوينات (العيون البسيطة) الظهرية: المجموعة الثانية من عيون النحلة

The dorsal ocelli : The bee ' s second set of eyes

أولاً : العيون البسيطة أو العوينات الظهرية

The simple eyes or dorsal ocelli

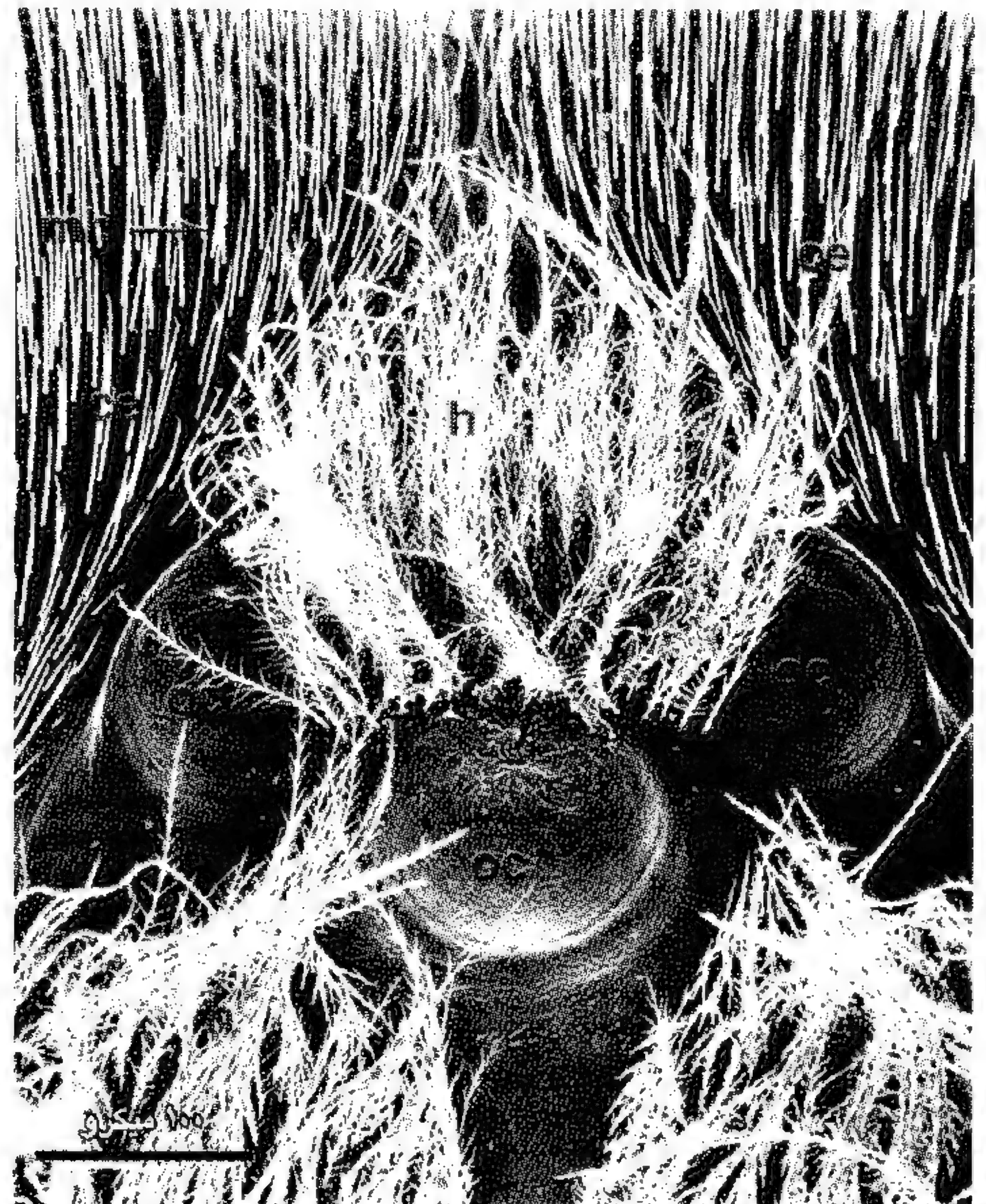
بالإضافة إلى العيون المركبة النامية بدرجة جيدة، للنحلة أيضا ثلاثة عيون صغيرة جداً تسمى العوينات الظهرية. واقع هذه العوينات على هيئة مثلث على قمة علبة الرأس في الشغالة والملكة، وللأمام أكثر في حالة الذكر (الشكلين رقمي ١, ٣ ؛ ٢, ٣). لماذا تحتاج النحلة والحشرات الأخرى إلى المجموعة الثانية من العيون، بالإضافة إلى عيونها المركبة النامية بدرجة جيدة ؟

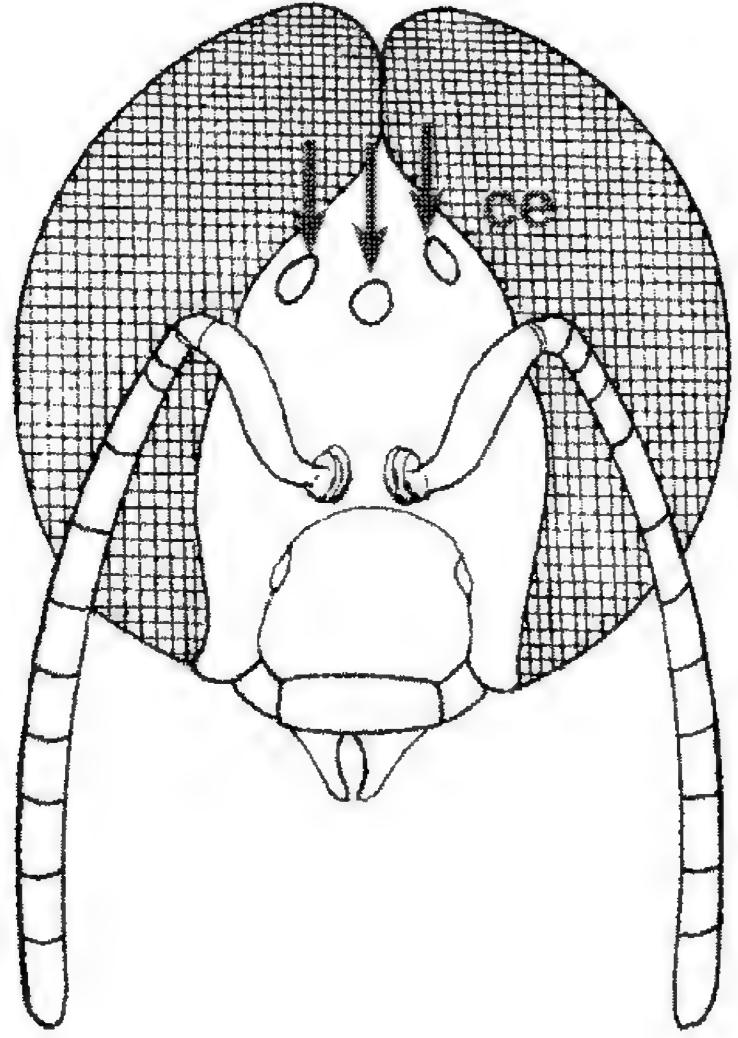
لقد حير هذا السؤال العلماء لسنوات عديدة، وبالرغم من وجود بعض الآراء عن وظائف العوينات الظهرية فإن هذا المرضوع لم يستكمل بعد [١].

ماذا تقدم الدراسات السلوكية من معلومات عن الدور الذي تلعبه العوينات البسيطة ؟

للعوينات تأثير بالغ على معظم السلوكيات التي تتحكم فيها حاسة الإبصار. فمعظم سلوك النحل الذي يحتاج إلى حاسة الإبصار لا يتم أداؤه إذا غطيت العيون المركبة وظلت تعمل العوينات الظهرية، وكمثال، فإن الطيران الطبيعي يصبح مستحيلاً. وبرغم ذلك، فإنه إذا أصبحت العيون المركبة سليمة، وغطيت العوينات الظهرية (دهنت مثلاً بمادة معتمة)، فإن كثير من هذه السلوكيات تتأثر بعض الشيء. فالنحل الذي غطى عويناته الظهرية يبدأ في الطيران متأخرا خلال اليوم ويمتنع عن الطيران مبكراً وذلك بمقارنة هذا النحل بالنحل العادي الذي لم يتم تغطية عويناته، حيث تبدو المجموعة الأولى (المغطى عويناتها) أقل حساسية للضوء. بالإضافة إلى ذلك، فإن استجابة هذا النحل للتوجيه تصبح غير دقيقة [٢]، [٣]. وقد ذكر كثير من الباحثين أن الحشرات التي تطير بقوة تمتلك عوينات ظهرية نامية بدرجة جيدة، بينما في الحشرات التي تفقد القدرة على الطيران أو ضعيفة الطيران تكون هذه العوينات نامية بدرجة ضعيفة، أو غائبة. وقد اقترحوا دوراً لها في سلوك الطيران.

وقد أعطت الدراسات الخاصة بتركيب وفسيولوجية العوينات الظهرية بعض المفاهيم عن وظائفها. فتركيب العين البسيطة يختلف اختلافا واضحاً عن تركيب العين المركبة، حيث تتركب العوينة

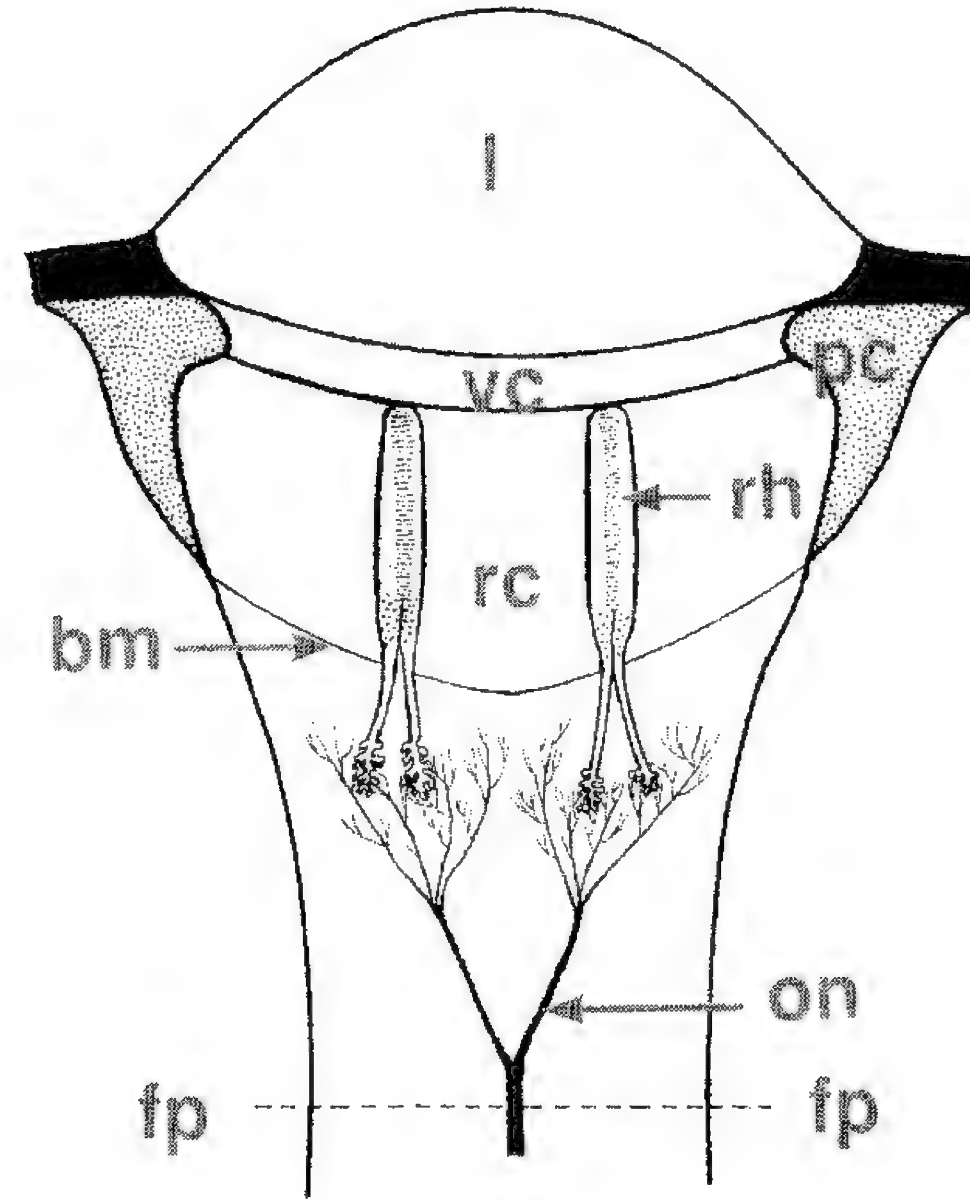




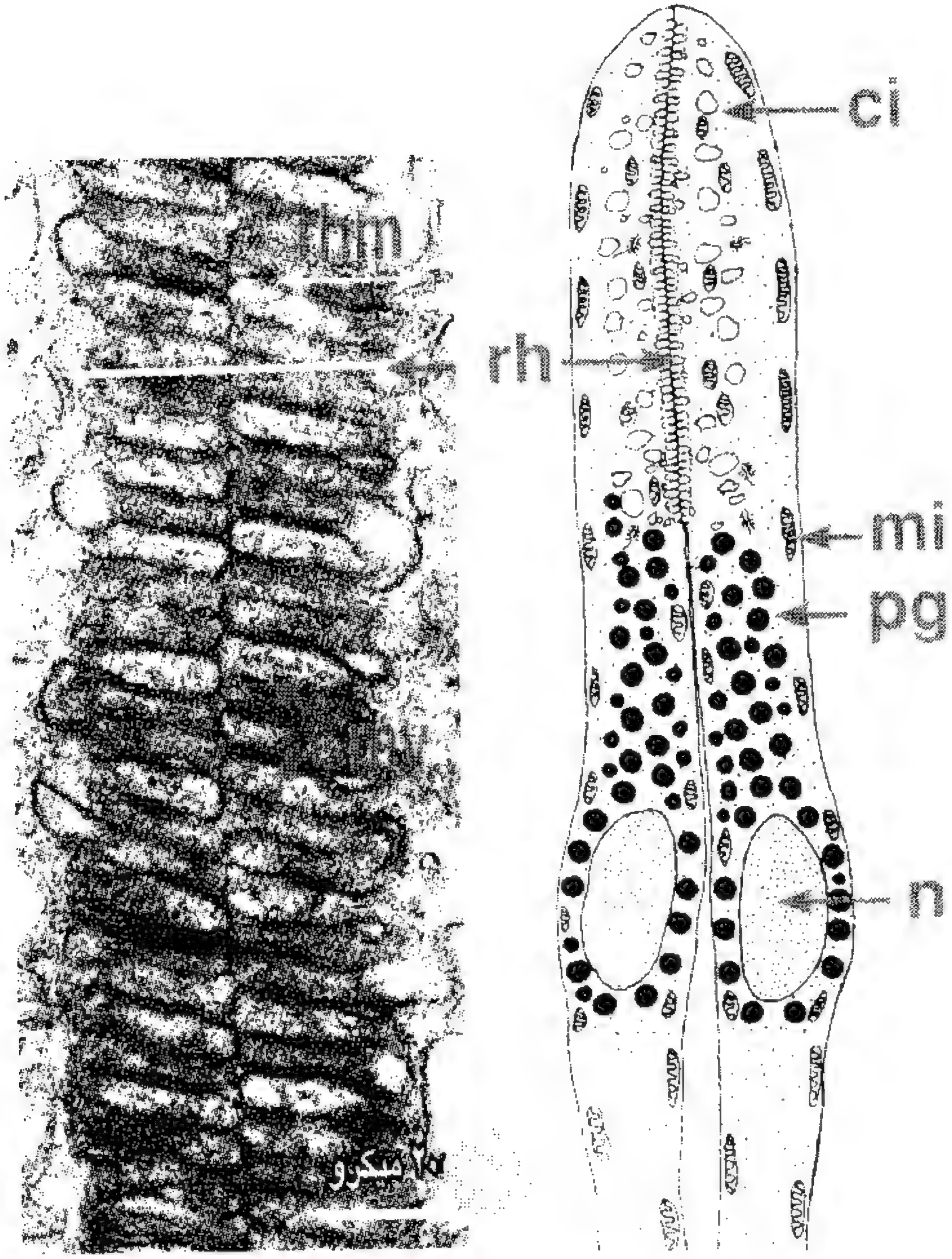
الشكل رقم (٢, ٣). (أ) الثلاثة عيون بسيطة في الذكر تشكل مثلث يواجه من الأمام بالعيون المركبة. لاحظ الشعيرات التي تغطي سطح علبة الرأس حيث يحجب جزئيا العيون البسيطة الجانبية والشعيرات المستقبلة الميكانيكية لحاسة اللمس والتي تغطي سطح العين المركبة.

(ب)منظر أمامي لرأس الذكر يظهر التطور الهائل في العيون المركبة التي تبدو على قمة الرأس تغير مكان العيون البسيطة للأمام (الأسهم).

مـن عدسة مفردة التـي ترقد أعلـى الشبكية، وتتركب الأخيرة مـن طبقة من خلايا المستقبلات الضوئية يصل عددها إلى حوالي ٨٠٠ في النحلة (الشكل رقم ٣,٣). وعندما ننظر عن قرب إلى تركيب العوينة، فإنها تبدو كأنهـا مصممـة للاكتشـاف السريـع لأي تغيرات في الكثافة الضوئية المتجمعـة على المجال البصري كله. ويعتـبر هذا دوراً مختلفاً تمامـاً عن ذلك الذي تقوم به العين المركبـة أو عين الحيـوان الفقري، التي صممت لكل من استقبال وتحليل المعلومات المكانية. وللعوينة انكساريـات ضوئية ذات فتحة علوية ذات مجال رؤية واسع. وقد اندهش الباحثون في البداية عندما وجدوا أن عدسـة العوينة لا تركز الصـور على الطبقة الشبكية حيـث يقـع السطح البـؤري للعدسة تحـت الشبكية، في العصـب العينـي [٥] (شـكل رقـم ٣,٣). لذلك تظهر العدسـة العينية لتعمل كمكثف مفضلـة ذلك على وسيلة تكويـن الصـورة بتجميع الضـوء في مساحـة واسعة وتنشره على الطبقـة المستقبلة. وتظهـر العوينة على أنهـا مصممـة للحساسيـة عنـد حسـاب الحدّة. وتحت العدسة، لا تترتب الخلايا المستقبلة بطريقة منظمة كما هـو الحـال في العيون المركبـة، حيث توجـد أقسام القضيب البصري، ويوجه الضـوء الفسيفسائي للضوء المحـوري. وعوضاً عن ذلك، فـإن الخلايا لا تظهر علـى هيئـة حزمـة مرتبة، وتشكل أجسـام قضيبها



الشكل رقم (٣,٣). قطاع طولي خلال العين البسيطة الوسطى في الشغالة لبيان العدسة التي ترقد أعلى طبقة شفافة من خلايا الجسم الزجاجي وطبقة خلايا الشبكية. يرى في هذه الطبقة زوج من الخلايا الشبكية. تحد الحافة الداخلية لكل بخملات دقيقة هي خلايا قطع القضيب البصري (انظر الشكل رقم ٣,٤ ب) يندمج قضيبي الخليتين معا ليكونا القضيب البصري الأساسي. تحت الغشاء القاعدي، يهبط محور كل خلية شبكية ليعمل اتصال شبكي مع العين البسيطة. تمتد هذه الأعصاب إلى المخ؛ حيث يمتد بعضها عبر المخ إلى الصدر. في هذا الشكل يمكن رؤية عصب واحد فقط من الأعصاب الكبيرة. ويوضح الخط المنقط المستوى البؤري (fp) للعدسة التي تقع تحت طبقة خلايا الشبكية. توجد حلقة من خلايا صبغية (pc) تحيط بالعين البسيطة تحت العدسة مباشرة وتكون القزحية، حيث تهاجر الحبيبات الصبغية تحت العدسة في حالة التعرض للضوء



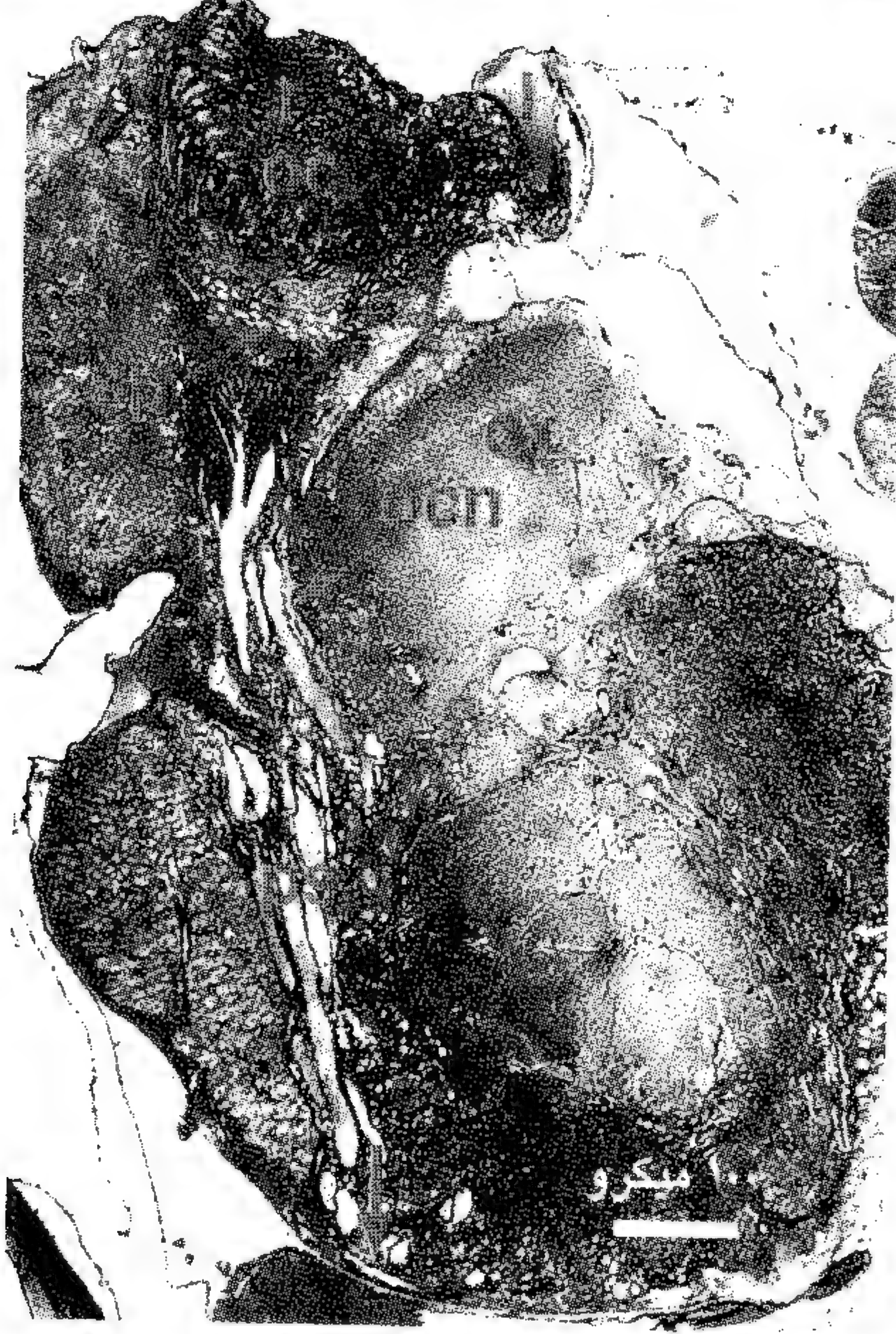
الشكل رقم (٣,٤). (أ) قطاع طولي خلال زوج من خلايا شبكية العين البسيطة (تقصر المنطقة البعيدة من الخلايا بالمقارنة بالمنطقة القريبة). يتطور غشاء الحافة الداخلية لكل خلية ليكون الخملات الدقيقة (انظر الشكل رقم ٣,٤ ب). تعرف الحافة المتطورة باسم القطعة القضيبية (rhm) ويلاحظ أن القطع القضيبية المقابلة تندمج مع بعضها لتشكل القضيب البصري للمساعدة على غربلة الخلايا البصرية من الضوء الشارد. الأجسام السبحية (الميتوكوندريا) (mi) التي تقدم الطاقة للنشاط الخلوي توجد بأعداد كبيرة. لاحظ الأوعية الكبيرة في سيتوبلازم الخلية ويطلق عليها الأكياس (ci) وكذلك نواة الخلية (n).

(ب)صورة فوتوغرافية بالمجهر الماسح الإلكتروني للحدود المقابلة للخليتين لبيان الخملات الدقيقة (mv) لكل خلية. تحمل صبغة الرؤية في جدار الخملات الدقيقة. تكون مجموعة الخملات الدقيقة مع بعضها القضيب البصري (rh) (القضيب الأبيض). لاحظ القطعة القضيبية (rhm) (عن بان K.C.Pan)

البصري شبكة من الموانـع أو الحواجز، وهذه وسيلة لتعظيـم القدرة علـى اصطيـاد الضـوء المنتشر خلال الشبكية، وبالتـالي تؤكـد علـى حدوث التنبيـه الأمثل (الشكل رقم ٤، ٣) [٦].

في بعضـ الحشـرات، وخصوصاً تلـك التي تنشط ليـلاً، تزداد قـدرة العوينة على تجميـع الضوء نتيجة وجـود طبقة مـن الحبيبات خلـف الشبكيـة Tapetal layer التـي تعكس أي ضوء غير ممتص للخلف خلال خلايـا الشبكية للمرة الثانية)٣(وتجدر الإشارة أنه لا توجد طبقة الحبيبات خلف الشبكية في النحلة التي تعتبر حشـرة نشيطـة أثنـاء النهـار فقـط وهـي خـارج الخلية، ولكـن توجد آليـات لضبط حساسيـة العوينة. ويمكن تنظيم كميـة الضوء التي تُمسـك بواسطة خلايا المستقبـلات الضوئيـة بأحد طريقين: توجـد حلقة من حبيبـات سـوداء تقع بـين العدسـة والشبكيـة وتشكل القزحيـة Iris. وهذه الأخيرة تصغـر فتحة العين عند تعرضهـا لظـروف الإضـاءة الناصعـة والقويـة. بالإضافـة إلى مـا سبـق، فـإن خلايـا المستقبلات الضوئية تحتوي على خلايـا صبغية سوداء ترقد عادةً عنـد النهايـة الداخليـة (القريبـة) للخلايـا. في حالة الضوء شديـد السطوع، قـد تهاجر حبيبـات الصبغة للخارج على طول الخلايا لتحد من نفاذ الضوء خلالها وبالتـالي تقلل التنبيـه [١] ويؤدي ذلـك الى أن تظل العوينـة قادرة على الحساسيـة لأي تغيرات طفيفة في الكثافة الضوئية لمدى واسع جداً. وعند فحص العوينة للحساسيـة الطيفية، فإنها تبلـغ قمتها في المنطقة فوق البنفسجيـة بين ٣٤٠ – ٣٧٠ نانومـتر، ويختلف ذلك باختلاف نوع الحشـرة، وفي المنطقة الخضراء للطيف بـين ٤٩٠ –٥٢٠ نانومتر. ويبدو مـن ذلك أن شبكية العوينـة تحتوي علـى نوعين مـن الخلايـا البصرية؛ الخلايـا الحساسـة للضوء فـوق البنفسجـي والخلايا الحساسة للضوء الأخضر.

عنـد فحص الشبكة العصبيـة الموجودة تحت خلايا الشبكيـة، يلاحظ وجود نوعين من الخلايا العصبية في العوينـة: عدد قليل من خلايا عصبيـة كبيرة جداً (L-neurons) والخلايـا الأكبر تقع في مخ الحشرة (٣–٥) وعـدد كبـير من خلايـا عصبيـة صغـيرة الحجم (S-neurons) يبلغ عددها حـوالي ٨٠ في النحلة. ويتم تغذيـة الثلاثة عوينـات في النحلة مـع بعضها بثلاثين خليـة عصبيـة كبيرة، منهـا عشرين تنتهـي في المخ، والعشـرة الباقية تتجـه لأسفـل إلى المراكز المحركة الصدريـة Thoracic motor centers [٧]. يتجمع الدخـل من عدد كبير من الخلايـا البصرية على كل من الخلايا العصبية كبيرة الحجم. وتعتبر الدرجة العالية من التجمـع للدخل البصري وسيلـة أخرى عن طريقها يزيد فاعليـة جهاز الحساسية. ومـن التسجيلات التي أجريت على الخلايـا العصبية الكبيرة (L-neurons) للنطاطات، وجد أن درجـة حساسيتهم تعادل ٥٠٠٠ مـرة حساسيـة الخلايـا العصبيـة المقابلـة في العين المركبة [٦]. إن مميـزات الاستجابة للخلايا العصبية الكبـيرة بالعوينة تجعلها حساسـة لسرعة التغيرات في كثافـة الضوء الواقـع على جميـع الأجسـام المرئية المحيطـة، بينمـا تكون غـير حساسة نسبيـاً للتغيرات القليلـة أو للتغيرات البطيئـة في الكثافة الضوئية. وقد وجد أيضا أنها تكون ذات حساسية خاصة للجزء فوق البنفسجي من الطيف، وقد يرجع ذلك إلى وصول نسبة



الشكل رقم (٥، ٣). قطاع سهمي خلال المخ مع عين بسيطة واحدة (oc) وجزء من العصب البصري (ocn) لبيان الأعصاب البصرية الكبيرة. بعض هذه الأعصاب متفرعة وتتصل عن طريق شبكتها العصبية مع الأعصاب الأخرى داخل المخ وتكون أكبر في المنطقة المائلة الخلفية (ps) حيث يوجد دخل كثيف من العيون المركبة. أما باقي أعصاب العين البسيطة الكبيرة (ولو أنها متفرعة أيضا في المنطقة المائلة الخلفية) فإنها تستمر إعلى بالمخ وتحت في المراكز الحركية الصدرية (السهم). لاحظ وجود جزء من عدسة العين البسيطة (l) ويطلق عليها الكأس cx)، وضفيرة الاشتباك العصبي (sp) وشبكية العين البسيطة (r) ويقعوا تحت العين البسيطة حيث تتشابك الخلايا البصرية مع كل من الأعصاب البصرية الكبيرة والصغيرة (عن بان K.C.Pan)

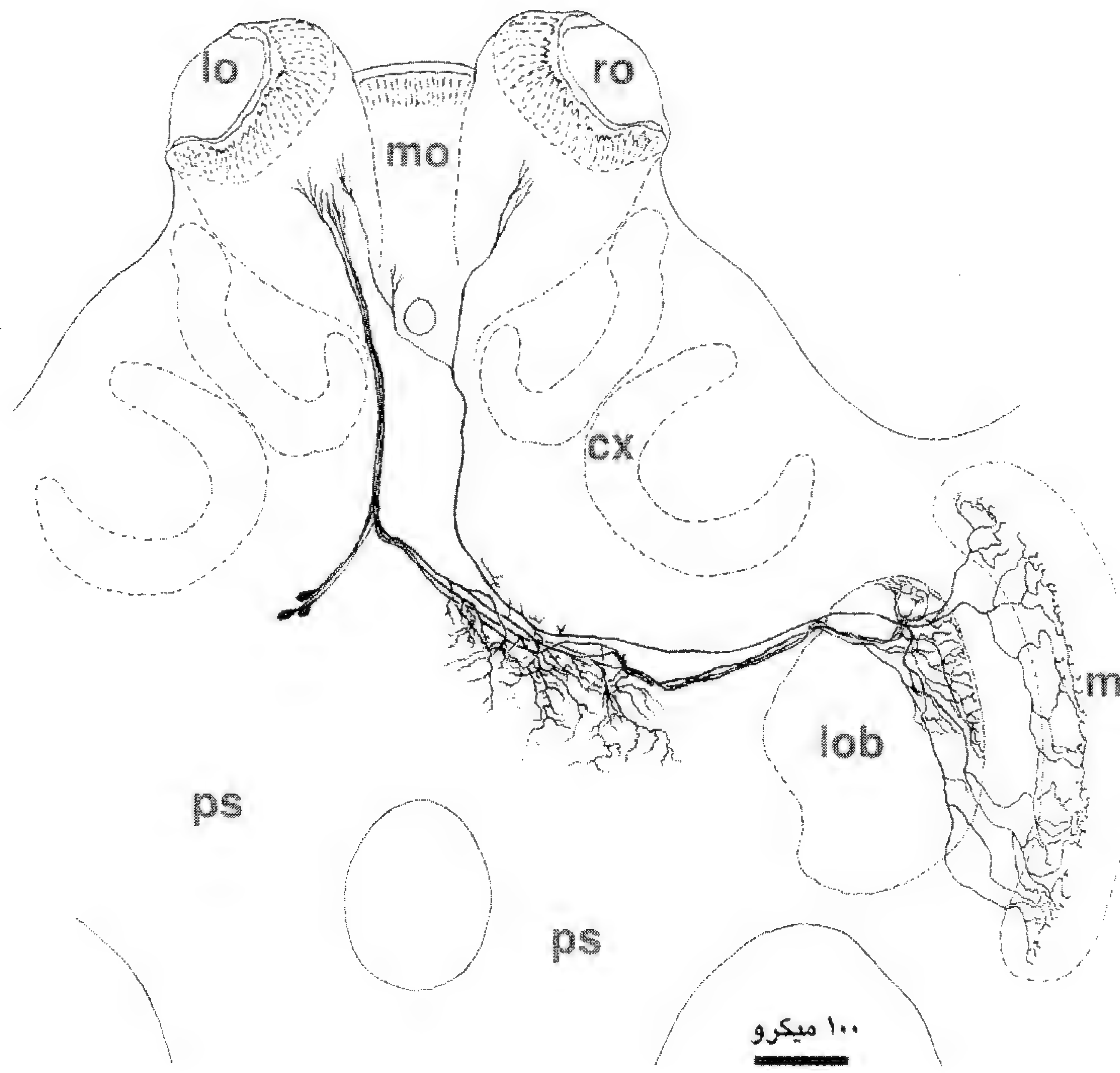



الشكل رقم (٦, ٣). صور لنفس المنظر أخذت بنفس آلة التصوير بحيث كانت الشمس خلف الآلة (أ) أخذت الصورة من خلال وجود شريحة تنقية (فلتر) الذي يحول الضوء إلى مدى قريب من الضوء فوق البنفسجي.
(ب) أخذت الصورة من خلال وجود شريحة تنقية تحول الضوء إلى مدى الضوء الأزرق – الأخضر.
المنظر المأخوذ عن طريق الضوء فوق البنفسجي يظهر أكثر دقة ووضوح بين الأرض والسماء (عن باي J.D.Pye).

كبيرة من الدخل من الخلايا البصرية الحساسة للضوء فوق البنفسجي. وترتبط سرعة انتقال التنبيه في الخلايا العصبية لأي حشرة بقطر الخلية العصبية، وهذا يعني أن الألياف العينية الكبيرة هي خلايا سريعة في نقل الإحساس في النحلة. وحيث أن بعضها يهبط مباشرة إلى المراكز المحركة في الصدر، فإنها تتبع نظام التغيرات الفجائية في القوة على جميع مساحة المجال البصري، وبالتالي يمكن إرسال إشارات سريعة للمراكز التي تتحكم في النشاط الحركي.

عندما تطير نحلة بحيث تكون رأسها مائلة بزاوية طيران عادية مقدارها ١٤° فإن العوينة الوسطى توجه نحو الأفق. وتبدى الحشرات نزعة عدم الاستقرار في الطيران بمقارنة دخل التيار الحسي بدخل نظيره المتوقع من الطيران العادي. ويعني الأفق كل المعالم الأفقية المرئية، وبالتالي فإن أي حركة ملحوظة للأفق بالنسبة للعوينة (مثل زاوية الانحدار عندما يظهر الأفق متحركا لأعلى فوق مستوى العين) يمكن تحديدها بسهولة بواسطة الخلايا العصبية الكبيرة الحساسة للضوء فوق البنفسجي. وتنبه العوينات الجانبية بطريقة مختلفة، إذا دارت حول محورها الطولي أو إذا دارت حول كل من محوريها الطولي والراسي كما في المناورات. وتحتوي السماء على نسبة عالية من الضوء فوق البنفسجي، وبالتالي عند منطقة التي فيها طول الموجة ٣٧٠ نانومتر تبلغ درجة التباين بين السماء المشعة والأرض الممتصة أقصى حد لها. ويمكن الحصول على صور نفس المنظر من خلال المرشحات فوق البنفسجية والخضراء (الشكل رقم ٦, ٣)، حيث تظهر أعلى درجة تباين بين السماء والأرض من خلال مرشح ينقل الضوء فوق البنفسجي. لذلك، فانه من خلال دراسة الصفات الفسيولوجية للعوينات وارتباط هذه العوينات بالخلايا العصبية الكبير، يقترح أن العوينات الظهرية في الحشرة تلعب دوراً في المحافظة على الاتزان وثبات الجسم أثناء الطيران. وليست هذه هي الوظيفة الوحيدة للعوينات، وكذلك ليس الاتزان أثناء طيران الحشرة راجع فقط لهذه العوينات، حيث تشارك العيون المركبة وأعضاء الحس الأخرى في التحكم في انحدار الحشرة بسهولة ويسر أثناء الهبوط، وكذلك في الدوران والانحراف عن الخط المستقيم أثناء الطيران. وقد وجد أن الخلايا العصبية الخارجة من المخ والواصلة إلى المراكز المحركة في الصدر (والحاملة للمعلومات من العيون المركبة والمعنية بالحركة الظاهرة الراجعة لعمليتي الهبوط أو الدوران أثناء الطيران) تحمل معلومات أيضا من العوينات [٨]، [٩].

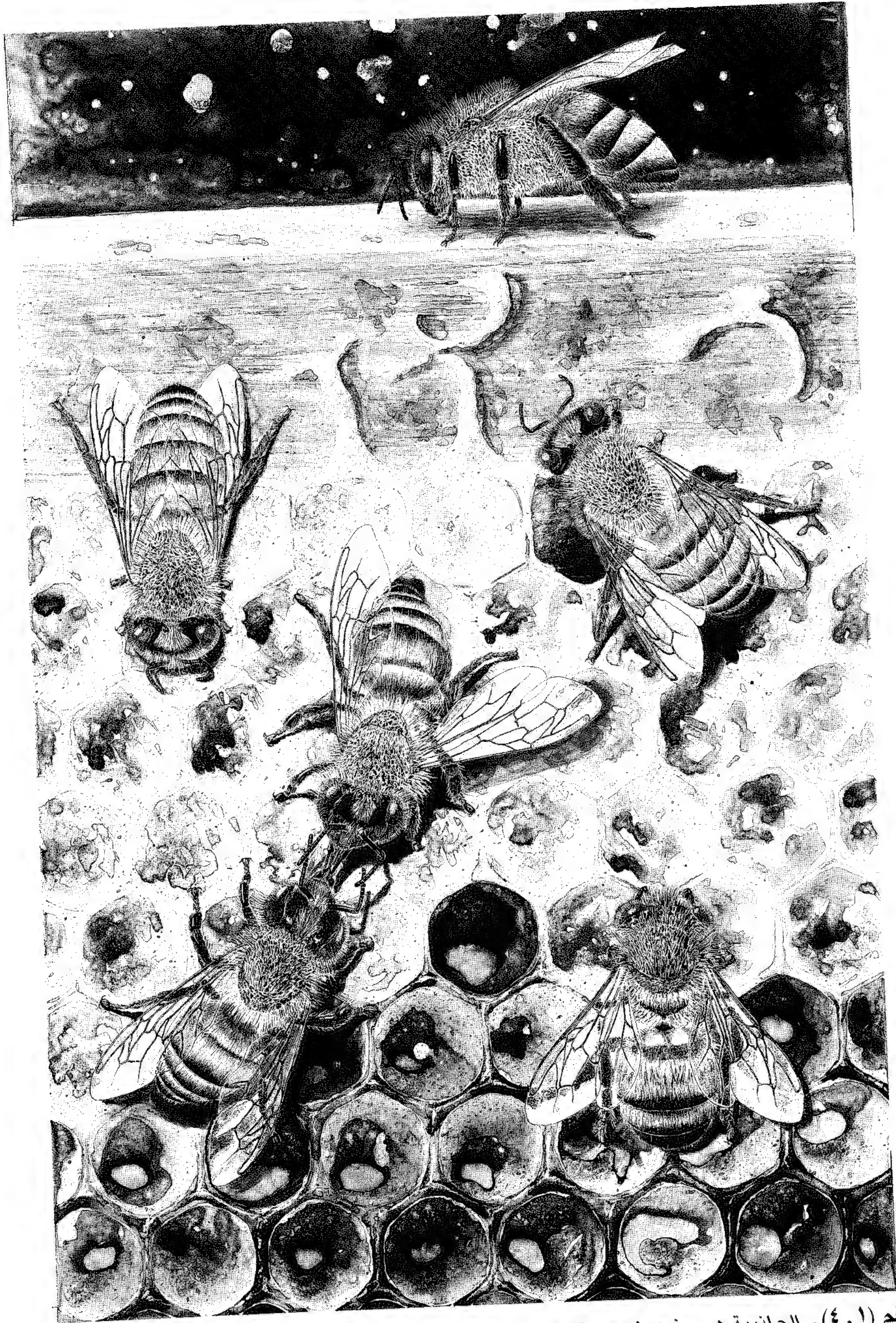
ويدعم دخل العوينات نظيره الخاص بالعيون المركبة، إذا كان كلا التنبيهين (من العوينات والعيون المركبة) يدعما الحركة في نفس الاتجاه. أما إذا وجد تضارب واضح في المعلومات الواردة من الجهازين، عندها تنخفض حدة الإشارة في الخلايا العصبية الهابطة إلى المراكز المحركة [١٠]، [١١]. وينتج عن نشاط هذه الخلايا العصبية في النهاية تعديل لنشاط العضلات المعنية لتصحيح عملية الاتزان والثبات أثناء



الشكل رقم (٣,٧). ينمو ويتطور نظام العصب الصغير الخاص بالعين البسيطة جيدا في نحلة العسل مسارات الثلاثة أعصاب الموضحة بالشكل يدعو للتأمل. تمر الأعصاب بين ضفيرة التشابك العصبي تحت كل عين بسيطة والنخاع (m)والفصيص (الفص الصغير) (lob) واثنين من العقد العصبية التي تقع تحت العين المركبة. تعالج هذه العقد المعلومات المرئية التي تمر من العين المركبة إلى المخ. تتفرع أعصاب العين البسيطة الصغيرة أيضا وتتشابك مع الأعصاب الأخرى عند منطقة الميل الخلفي (ps) خلف المخ التي يصلها دخل من العيون المركبة، وعلى ذلك توجد مسارات يمكن لها أن تكوّن تفاعل بين دخل كل من العيون البسيطة والعيون المركبة إلى المخ. لاحظ العيون البسيطة اليسرى (lo)والوسطى (mo) واليمنى (ro) وجزء من عدسة العين البسيطة التي يطلق عليها الكأس (cx) (عن بان K.C.Pan).

طيران الحشرة. يظهر من نشـاط العوينات أنها نامية بدرجـة جيدة في النحلة حيث توجد قناة عصبية منفصلة تحمـل معلومات العوينة مباشرة منهـا للصدر. لذلك، فـإن العوينـات (بمـا لديهـا من قـدرة علـى تحديد الإشارات السريعة والناتجة من اي تغيرات فجائية في وضـع الأفق) قـد تعمل هنـا كجهـاز استجابة سريع لدرجة الإنحدار والـدوران أثناء الطيران ويتبع ذلك التحكم الأكـثر دقة الـذي تمارسه العيـون المركبة. وحيث أن الانحراف عن الخـط المستقيم أثناء الطيران لا يعتبر حركة بالنسبة للأفق، لذلك فإن هذا الانحراف لا يلاحظ بالعوينات. ومن المحتمل أن يكون للعوينات وظائف أخـرى بجانـب علاقتها بالتحكـم في توازن وثبـات الجسم أثناء الطيران. ومن غير المعروف جيداً حتى الآن الدور الذي تلعبه الخلايا العصبية الصغيرة، ولكنهـا تصل إلى مناطق أخرى كثيرة من المخ بما فيها مراكز قرن الاستشعـار. ففي النحلة، تكون اتصالات هـذه الخلايـا العصبيـة بالعقـد العصبيـة البصريـة الموجـودة تحت العـين المركبـة نامياً بدرجـة جيدة [١]، [٧] (الشـكل رقـم ٣,٧). وهذا يدعـم الاقتراح الذي يفيد انه يوجد تداخل بـين كلا نظامي الإبصار، أما شكل هذا التداخل (إن وجد) فهو غير معروف حتى الآن، ولكـن قد يكـون لنشاط القنـاة الضوئية للعوينة دخـل في بعض مسارات في العـين المركبة. وهذا قد يوضح بعض السلوكيات التي تظهر نتيجة تنبيه العيون المركبة فقط وبرغم ذلك تتأثر بالإضاءة التي تستقبلها العوينات.

وهناك اقـتراح بوجود دور للعوينات وهو خاص بتحديد درجـة تناسـق الأنظمة الفرعيـة للتوجيه مثل الأجهـزة التـي تتحكـم في عمليـة الطـيران وسرعـة الطـيران. ويقترح أحد الباحثين أن هـذا التناسق بين نظـم التوجيه يكـون مرناً و يعتمد علـى وضع القرنية والحالة الداخلية للنحلة، مـع العوينات التي تنظم هذا التناسـق. فمثلا، يبدي النحل السارح تناسق قوي بين عمليـة الطـيران وسرعتـه عندما تكون جميـع حواس الإبصـار فيه بحالـة جيدة عنه في حالـة تغطية أو فقد عويناته الظهرية [١٢]



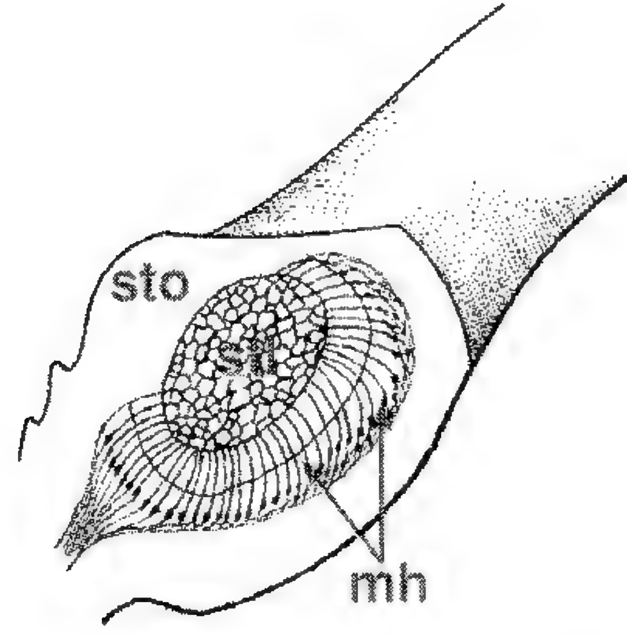
الشكل رقم (١,٤). الجاذبية هي منبه طبيعي تشكل نظام مرجعي عام للتوجيه والتحكم في وضع وكفاءة النحل مثل باقي الحيوانات الأخرى. النحل قادر على أداء مدى واسع من الأنشطة التي تعمل على الحفاظ على الطائفة أثناء الحركة بحرية على الأقراص الرأسية داخل الخلية المظلمة.

الفصل الرابع: إستجابة النحلة للجاذبية الأرضية: أي طريق لأعلى

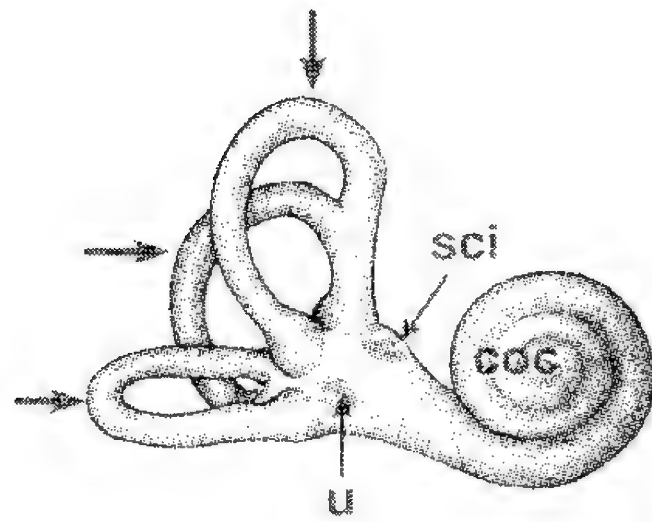
The bee 's respone to gravity: Which way is up

الجاذبيـة الأرضية هـي منبه طبيعي يشـكل نظام صلة خاص بالتوجيه والتحكم في الوضع والاتزان في الحيوانـات (الشكل رقم ١ , ٤). ولمعظـم الحيوانات عضو استقبـال خاص لإظهار قوى الجاذبية الارضية يتكـون من تجويف مملوء بسائـل ومحدد بخلايا حسية ويحتـوي على جسـم ثقيل. ويعتـبر الاسقلوب (محار مروحي الشـكل) Scallop أحد الأمثلـة البسيطة حيث يوجـد بـه أكياس بسيطـة (أعضـاء الاتـزان الكيسية Statocyst organs) والتـي يحدها شعيرات حسية. يحتـوي كل كيس علـى تجمع حبيبات من مـادة كلسية يطلق عليها الجسـم الحصـوي Statolith أو الحصوة الساكنـة Still stone. وعندما يغير الاسقلوب وضعه فـإن الجسـم الحصـو ، يغير اتجاهـه وينبـه مختلف الشعـيرات التـي تحـد التجويـف، وبذلك يتـم تجهيز المعلومات اللازمة لتوجيه الحيوان بالنسبة للجاذبية. وتوجـد أعضـاء أكثر تعقيـداً في الأخطبـوط Crabs والكـر كنـد أو جـراد البحـر Lobsters و الأربيان (Cryfish) [١]. (الشكل رقم ٢ , ٤). وهنا يوجد على الاقل نوعين من الشعيرات، ولكل نوع صفات استجابة مختلفة، وتسمـح للحيوانات باستخلاص المعلومات الوضعية الساكنة والمتحركة. وتتكيف بعض الشعيرات الحسيـة الموجـودة ببـطء شديـد عندما تنحنـي بفعل تجمعات الحبيبات التـي تشكل الجسم الحصوي، وينتج عـن ذلك معلومـات وضعية ساكنـة. وتظهر شعيرات اخرى على أنها لا تتأثر بالقـوى القاصة Shearing force للجسم الحصوي، وهنـا تنحني هذه الشعيرات بحركـة السائل في عضو الاتزان الكيسي. وتتكيف هذه الشعيرات سريعاً بعد أن تنحنـي وترسل إشارات عن تسارع الدوران للحيوان. ويمكن لحيوان ما أن يتحكم في وضعـه باستعمال المعلومـات الوضعية الساكنة، ولكن التحكم في هذه الحالة يكون غير ملائم، حيث يتم تصحيـح الوضـع بالرجـوع إلى الوضع الـذي حدث للحيوان فعلاً. وإذا احتوى عضو الاتزان الكيسي على مستقبلات متحركة تسجل معدل التغير في الوضع، فإنه يكون من الممكن التنبؤ بما سيكون عليه وضع الحيوان عندما يكون التصحيح فعـالاً. ويكون تطبيق التصحيح مناسبـاً لهذا الزمن المستقبلي. وهـذا ينتج تحكم أكثر سلاسة، واكثر دقة لوضع الحيوان في الحيز.

يخدم عضو الاتزان في الحيوانات الفقارية – التيه Labyrinth – نفـس الأساسيـات ولكنـه يكون أكثر تعقيداً في التركيـب. في الإنسان، يقع التيه أو الجهاز الدهليزي Vestibular apparatus متاخماً لكل أذن في الجـزء العظمي للرأس (الشكل رقـم ٣ , ٤) ويشابه جـزء من التيه هنا عضو الاتزان الكيسي في الحيوانات اللافقارية ويستجيب لقوة الجاذبية الأرضية. وتتكون المنطقة من حجرتين ؛ الحويصلة Utriculus والكييس Sacculus، ويحتـوي جزء من الجـدار الطلائي لكل حجـرة على خلايـا حسيـة يخرج منهـا زوائـد تشبه الشعـيرات أو الأهداب. ترقـد الخلايا ذات الشعيرات في مـادة هلاميـة تحتـوي علـى حبيبات صغـيرة من كربونـات الكالسيـوم تسمـى الحصيـات الأذينيـة Otaliths ، وتمارس الكتلة اللزجة قوة على الخلايا ذات الشعيرات (الشكل رقم ٤ , ٤). وتسمى هذه المنطقة باسـم البقعـة Macula. وعندمـا تكـون الرأس في الوضع العادي، فإن البقعـة الخاصة بالحويصلة تقع تقريبـاً في الوضع الأفقـي بينما تقـع البقعة الخاصة

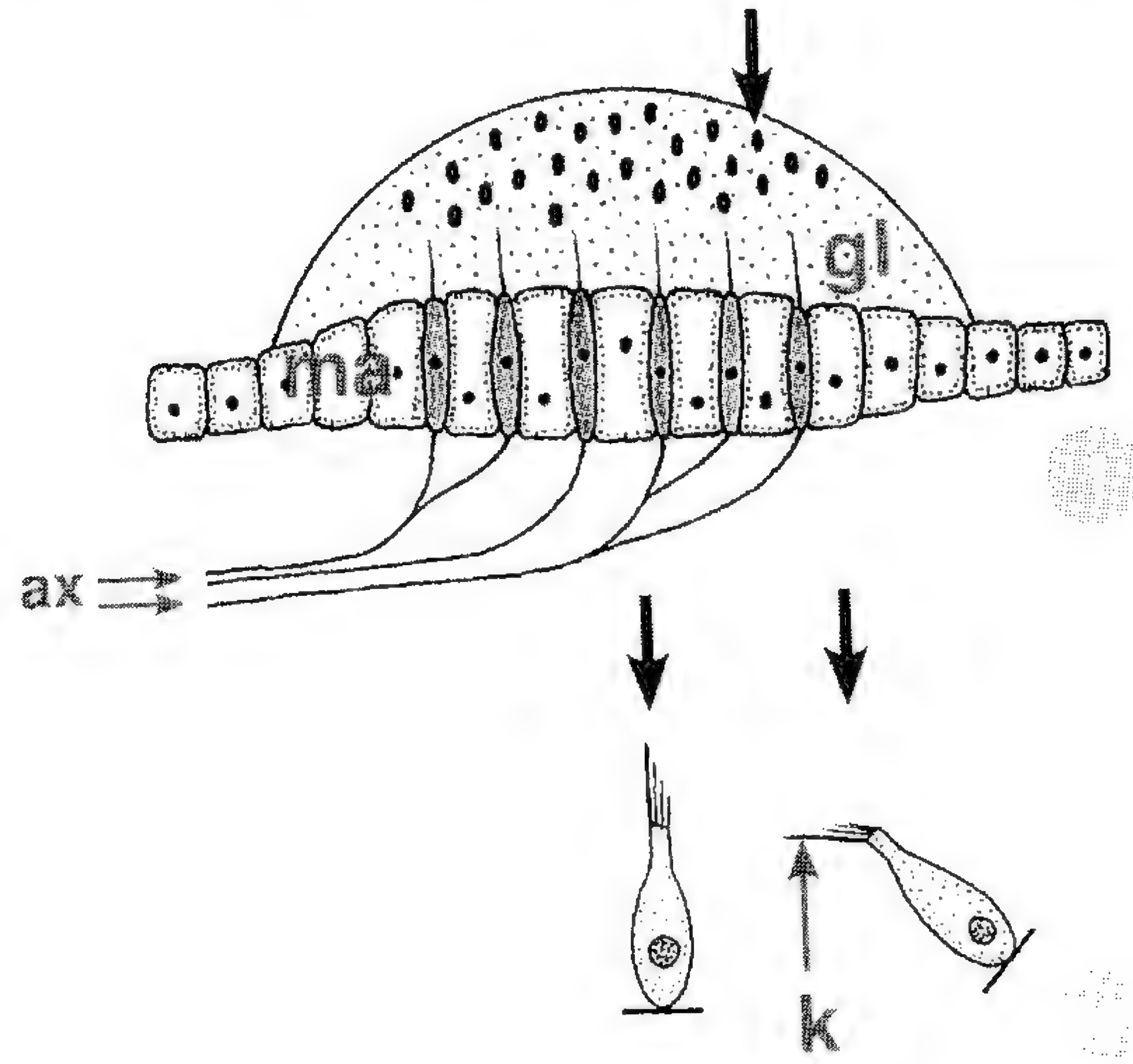


الشكل رقم (٢ , ٤). كل أذينية (قرين استشعار) تحتوي على عضو اتزان كيسي (sto) الذي يتكون من تجويف يحده شعيرات حسية (mh) ويحوي جسم حصوي تم تشكيله من تجمعات من حبيبات رملية.



الشكل رقم (٣ , ٤). الجهاز الدهليزي في الإنسان وهو المسئول عن إشارات وضع حركة الرأس. يرتبط بكل قوقعة (coc) تركيب عظمي يحتوي على ثلاث قنوات شبه دائرية (الأسهم) وعضوين حصويين هما الحويصلة (u) والكييس (scl).

بالكييس في الوضع الرأسي. وتبدو الخلايا ذات الشعيرات أن لها اختيارية في التوجيه عند الاستجابة. ويلاحظ أن للخلية غير المنبهة مستوى منخفض ثابت من تفريغ الشحنة للسيالات العصبية في محورها، ويعرف باسم تفريغ الشحنة عند الراحة Resting discharge. وتزيد الزوائد التي تشبه الشعيرات في الطول على قمة كل خلية: يقود انحناء حزمة الشعيرات في اتجاه أطولها إلى فقدان الخلية لاستقطابها، وزيادة في معدل تفريغ شحنة السيالات العصبية في محورها (الشكل رقم ٤ , ٤)، وعندما تنحني الشعيرات في الاتجاه العكسي فإن ذلك يؤدي إلى انخفاض درجة إثارة المحور الموجود تحت تفريغ الشحنة عند الراحة. ويلاحظ أن الخلايا الموجودة ببقعة الحويصلة ليس لكلها شعيرات طويلة في نفس الاتجاه،

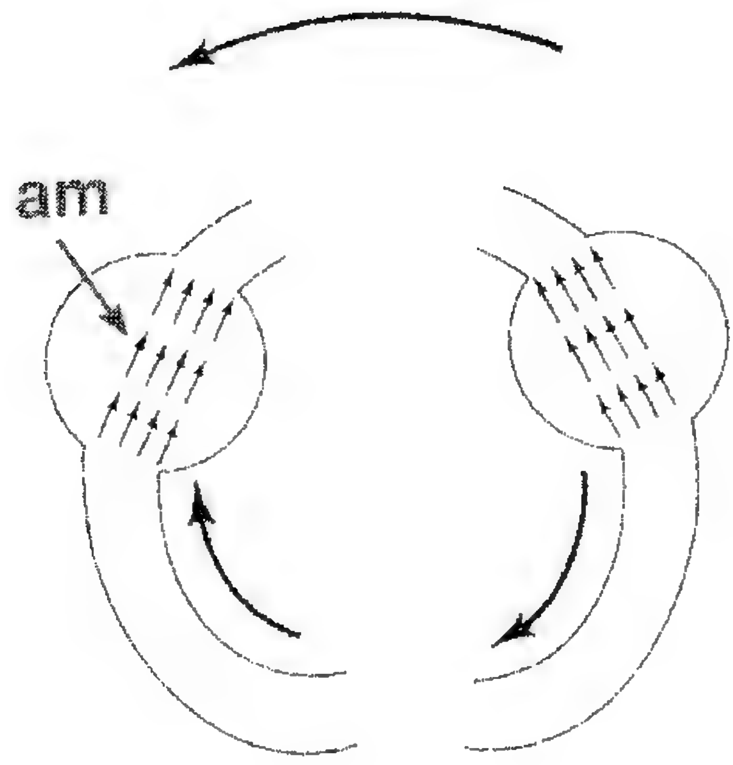


الشكل رقم (٤ , ٤). (أ) قطاع خلال إحدى حويصلات الثدييات. تشكل الخلايا الحسية مع الخلايا المدعمة منطقة البقعة (ma). ترقد زوائد الخلايا الحسية التي تشبه الشعيرات في تركيب جيلاتيني (gl) يحتوي على حبيبات كثيفة أو حصيات أذينية (السهم). لاحظ محاور الخلايا (ax). تمارس الجاذبية جذبا أكثر على حبيبات الحصيات الأذينية أكثر من أي شيء آخر داخل العضو والكتلة الجيلاتينية التي فيها يرقدوا وبذلك سوف تغير من اتجاه الجاذبية، وبالتالي يثني الشعيرات الراقدة.

(ب) كل خلية تحتوي على زوائد تشبه الشعيرات أو الأهداب على قمتها، وهذه الزوائد تختلف في ارتفاعاتها على طول الخلية. فإذا مالت الحزمة الشعيرية تجاه الشعيرات الطويلة (k) يتم إثارة الخلية، أما إذا مالت هذه الحزمة بعيدا عنها فإن الخلية يتم تثبيطها. تبين الأسهم اتجاه قوة الجاذبية. تختلف الاتجاهات المفضلة للخلايا الحسية وبالتالي حركة الرأس في أي اتجاه ينبه بعض الخلايا ويثبط البعض الآخر.

لذلك فإن تغطية الرأس في أي اتجاه سوف ينبه بعض الخلايا ويثبط الأخرى التي ستمد المخ بالمعلومات الكافية لإجراء قياس صحيح لوضع الرأس. وينتج عن هذه الخلايا ذات الشعيرات معلومات عن الاتزان الساكن Static equilibrium؛ بمعنى أن توجيه الجسم بالنسبة للأرض، وارتباط ذلك بدخل الطاقات الحسية الأخرى مثل مستقبلات التمدد العضلي، كلها ذات علاقة وطيدة بالتحكم في حالة ووضع الرأس.

بالإضافة إلى هاتين الحجرتين، يوجد أيضا ثلاث قنوات شبه دائرية على كل جانب من جانبي الرأس، ومستقبلات كل قناة من هذه القنوات تدرك التسارع الدوراني وتعمل كمستقبلات للتوازن الحركي Dynamic equilibrium. ولأن هذه القنوات توجد في ثلاثة اتجاهات مختلفة، على الزاوية اليمنى لبعضها البعض، فإن النظام ككل يمكنه بيان الحركة في ثلاثة أبعاد بالمكان. وتوجد الخلايا الحسية في انتفاخ عند نهاية كل قناة يطلق عليه الجراب Ampulla، وتمتد شعيراتها الحسية أو أهدابها في



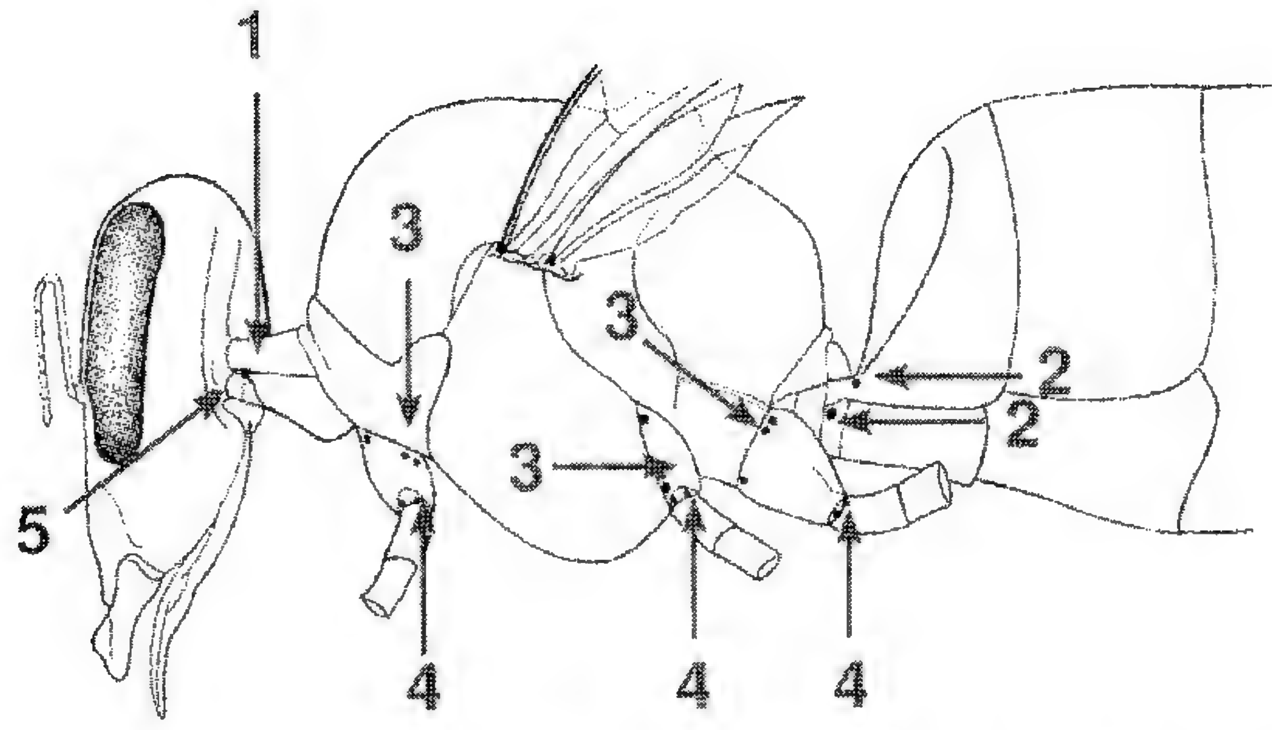
الشكل رقم (٥ , ٤). قطاع في القنوات شبه الدائرية الأفقية في الإنسان في جزء أيسر وآخر أيمن. تقع الخلايا الحسية في الجراب (am). تعني الأسهم الصغيرة حساسية التوجيه للخلايا الفردية. إذا دارت الرأس إلى اليسار (السهم العلوي)، فإن ذلك يسبب القصور الذاتي قيام السائل في القناة اليسرى بدفع القمع في اتجاه الذي ترقد فيه زوائد الخلايا الحسية أي إلى اليمين وحيث أن هذا هو اتجاههم المفضل فإنهم سوف ينبهوا. تميل الخلايا في القناة اليمنى في الاتجاه الذي يكونوا فيه أقل ما يمكن من الحساسية ويتم تثبيط شحنتهم الساكنة. تدل الأسهم السفلى على اتجاه حركة السائل. عندما يقف الرأس عن الحركة ويسبب القصور الذاتي في قيام السائل الموجود في كل قناة بثني القمع في الاتجاه المعاكس وبالتالي يتم تثبيط الخلايا على الجانب الأيسر وتنبيه تلك الموجودة على الجانب الأيمن (عن كيلي Kelly (٣)).

حويف القنـــاة حيث تغطى بقلنسوة لزجـــة تسمى القمع Cupula الــذي يعمل كباب متحرك. وبخلاف خلايا الحويصلـــة ، فـــإن لجميع هـــذه الخلايا نفـــس القطبية الاتجاهيـــة ، ويتم تنبيهها بحركـــة السائل في القنوات عندما تحـــرك الرأس. وعندما تـــدور الرأس ، تتباطأ حركـــة السائل خلـــف حركـــة التحول بسبـــب القصور الذاتـــي Inertia، ويندفع السائل ضـــد القمع ، الأمر الـــذي يؤدي إلى انحناء الأخـــير في اتجاه عكس اتجاه دوران الرأس ، وينتـــج عـــن ذلك تنبيـــه الخلايا ذات الشعـــيرات الراقـــدة في القمـــع. وهنا تظهـــر حساسية التوجيـــه للخلايا ذات الشعـــيرات؛ فمثـــلاً في القنوات الأفقيـــة يبلغ التنبيه ذروتـــه في الخلايا ذات الشعيرات في الجـــراب الأيسر عندما تـــدور الرأس لليسار ، بينما تثبـــط الخلايـــا ذات الشعيرات الموجـــودة في الجراب الأيمـــن (الشكل رقـــم ٥ , ٤). ومع استمـــرار الدوران حيث يأخـــذ السائل معـــدل حركة يماثـــل معدل حركة القناة ، فـــإن القمع يعـــود إلى وضع الراحـــة الأصلي الخاص به ، كما تعـــود الخلايـــا ذات الشعيرات إلى معدل الراحة وإفراغ الشحنات. وعندما تمتنع الرأس عـــن الحركة ، فـــإن السائـــل يتخلف مـــرة أخرى خلف حركـــة القناة ويعـــاود ثنـــي القمع. وهنـــا فقط تكون الحركة في الاتجـــاه العكسي ، وبالتـــالي تثبط الخلايا الموجـــودة على يسار القمع وتنبـــه تلك الموجودة على اليمين.

أولاً : مستقبلات الجاذبية الأرضية في الحشرات

Insect gravity receptors

علـــى عكـــس معظـــم الحيوانـــات ، فـــإن الحشرات (باستثنـــاء قليل من الأنواع المائيـــة) ليس لها أعضاء تـــوازن كيسيـــة Statocyst organs مصممة خصيصاً للإحساس بقوة الجاذبيـــة الأرضية. ومـــع ذلك فان ادراك الإحساس بالجاذبية يكون ضرورياً للحشرات كباقـــي الحيوانات الأخرى. ففي نحلـــة العسل ، يكون الاستجابة للجاذبية الأرضية حرجاً حيث تحول زاوية مصدر الغذاء بالنسبة للشمس ، أثناء رقصها الاهتزازي علـــى قرص رأســـي ، إلى زاوية بحيث تـــؤدي خطوط رقص مستقيمة بالنسبـــة للجاذبية الأرضية والمتجمعة في صفائـــح شعيريـــة. وتستعمل الحشـــرات الشعيرات الجليديـــة ، التـــي تعمـــل كمستقبـــلات ميكانيكيـــة ، في



الشكل رقم (٦ , ٤). الصفائح الشعيرية (النقط السوداء) لجهاز الاستقبال الذاتي للجاذبية الأرضية في النحلة متضمنا تلك الموجودة على المخروط فوق الأسترني في منطقة الرقبة (الأسهم رقم١)، والصفائح الخضرية عند منطقة اتصال الصدر بالبطن (الأسهم رقم٢)، والصفائح عند الروابط الحرقفية للأرجل عند تمفصلها مع الصدر (الأسهم رقم٣). يمكن رؤية الصفائح الموجودة على حلقات المدور للرجل (الأسهم ٤) بالرغم من عدم أهميتها الكبيرة في استقبال الجاذبية. يوجد زوج من الصفائح خلف الرأس (السهم رقم ٥) ولكن وظائفها غير واضحة للآن (عن ماركل Markl (٧)).

استقبال الجاذبية الأرضية. وتجدر الإشارة أن طريقة قيام هذه الشعيرات بوظيفتهـــا كمستقبلات آلية قد سبق ذكرها في الفصل الأول.

تتنبـــه الصفائح الشعيرية المعنية باستقبال الجاذبية الأرضية بإحلال حركة جزء من الجسم بالنسبة لآخر. وتعـــرف المستقبـــلات الميكانيكيـــة التـــي ترســـل هذه الإشارات الخاصة بالإحلال باسم المستقبلات الذاتية proprioceptors. وتوجـــد نمـــاذج أخـــرى مـــن المستقبـــلات الذاتيـــة مثل أعضـــاء الحـــس ذات القبوة Campaniform sensillae التـــي تُظهر الاجهادات في الجليـــد؛ فمثلاً عنـــد انحناء الأرجل فـــإن مستقبلات التمـــدد في العضلات تسجـــل الضغـــط العضلي. يتكون جهـــاز الاستقبـــال الذاتـــي للجاذبيـــة الأرضيـــة proprioceptive gravity receptor (system (PGR)) مـــن صفائح شعيريـــة على الرقبـــة والبطـــن والأرجل وقـــرون الاستشعـــار [٣]. وتختلـــف الأهميـــة النسبية للصفائح في الإحساس بالجاذبيـــة الأرضية باختلاف أنـــواع الحشرات. ففـــي نحلة العسل ، تكـــون الصفائح الشعيرية الموجودة على الرقبـــة على درجة كبيرة من الأهمية ، وتلك الموجودة علـــى البطن والأرجل تساهم بعضـــ الشـــيء ، أمـــا الصفائح الموجـــودة على قرون الاستشعار فلا أهمية لها (الشكل رقم ٦ , ٤).

كيف يعمل جهاز الاستقبال الذاتي للجاذبية الارضية ؟

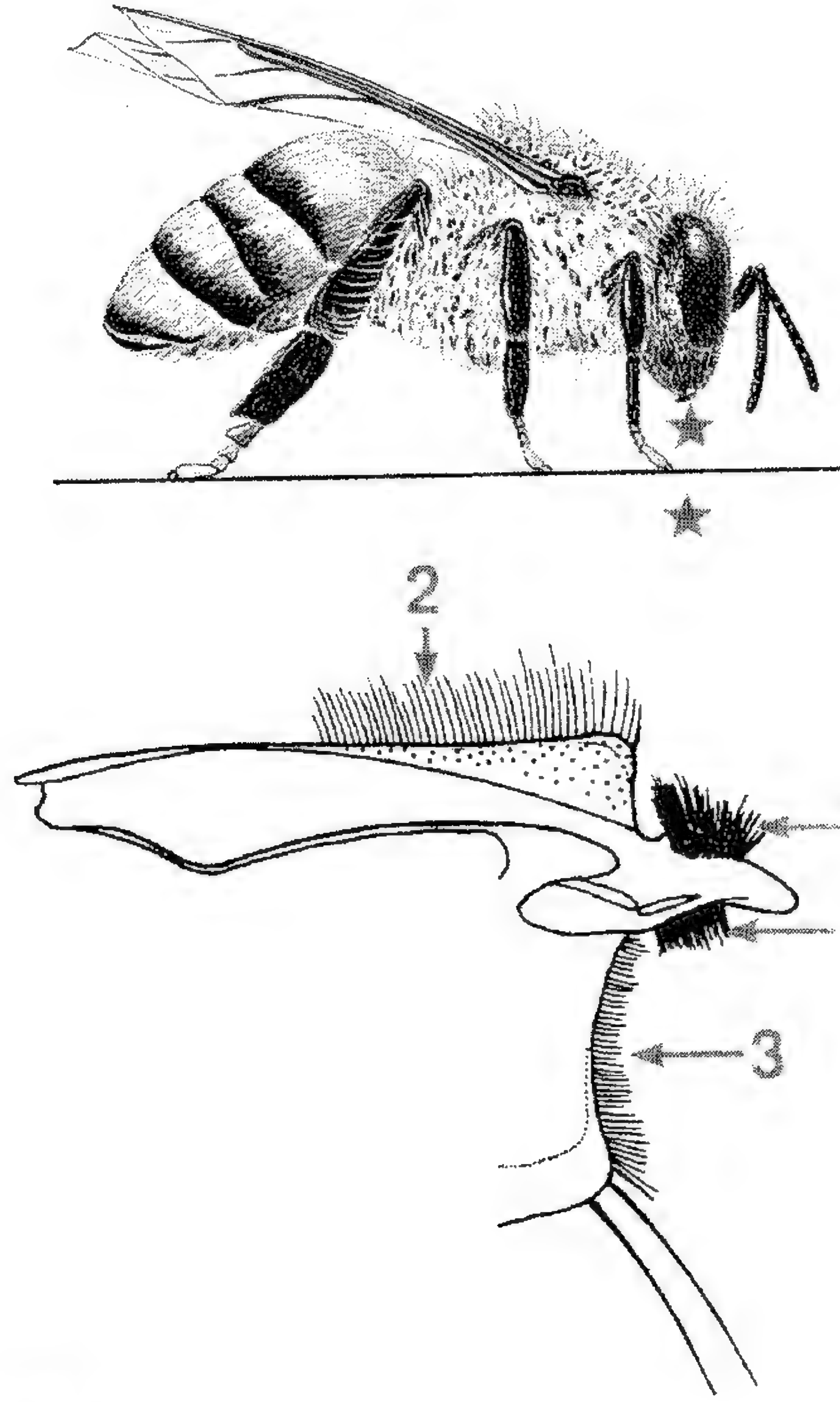
?How dose the PGR system work

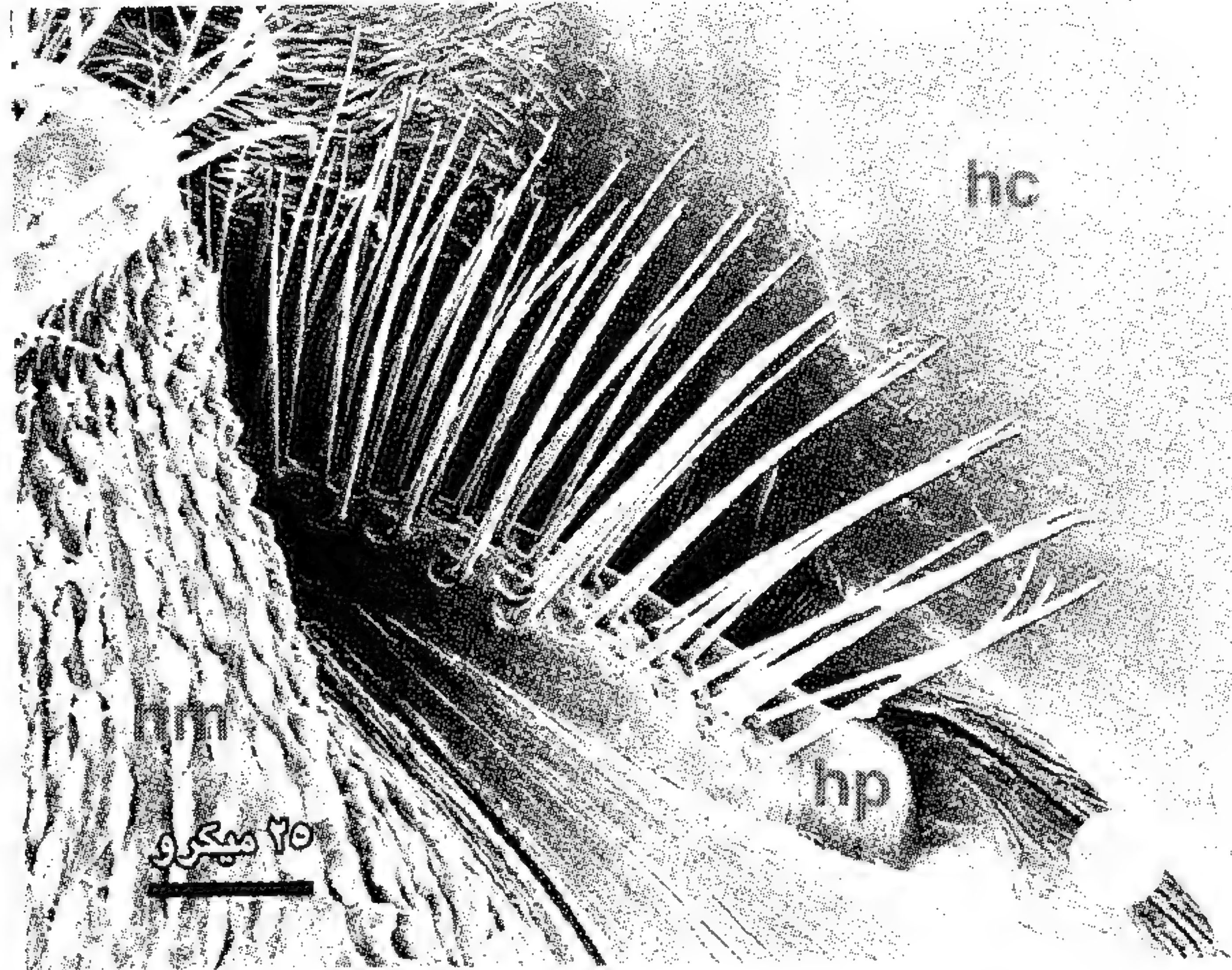
تقيس كل صفيحة شعيرية وضع مفصل معين وكذلك الحركة حول هذا المفصل فقط. ويكون الجهاز العصبي المركزي للحشرة قادراً على التمييز بين فعل الجاذبية الأرضية والقوى الميكانيكية الأخرى التي تعمل على هذا المفصل؛ مثل حركة الرجل الأمامية في نحلة العسل عندما تقوم بتنظيف قرن الإستشعار. ويعني وجود بعض الصفائح الشعيرية أن الجهاز العصبي المركزي يمكنه تنسيق الدخل العصبي من الصفائح عند مفاصل مختلفة. ويلاحظ أن التغير في الوضع ذو الاتجاهات المتساوية عند بعض المفاصل فقط (مثل ذلك الذي ينتج عن الوقوف على سطح مائل) يرتبط بالجاذبية الأرضية؛ فالتغير حول مفصل واحد يمكن تفسيره على انه حركة مستقلة عن الجاذبية الأرضية. وقد ظهرمن نتائج الدراسات التي أجريت على النحل أن الجهاز العصبي المركزي قادر على هذا التمييز [٣]، [٧]. ويعتقد بعض الباحثين أن المعلومات الواردة من المستقبلات الذاتية الأخرى (مثل أعضاء الحس ذات القبوة والمستقبلات في العضلات) تلعب دوراً هاماً في الإحساس بالجاذبية الأرضية، حيث أنها تقوم بتسجيل قوة الاجهادات الواقعة حول المفاصل بإحداث تغيرات في وضعها[٣]. وإذا ما كانت هذه هي الحالة التي تحدث أم لا، فإن إزالة الدخل العصبي من الصفائح الشعيرية تبين أن هذه الصفائح تلعب دوراً ضرورياً في الإحساس بالجاذبية الأرضية في الحشرات التابعة لرتبة غشائية الاجنحة والتي منها نحل العسل.

الصفائح الشعيرية بالرقبة

The neck hair plates

تنفصل رأس النحلة عن صدرها بواسطة زوج من الأوتاد (زائدتا مقدم عقلة الجسم من الناحية البطنية Episternal processes). وهذان الوتدان يمتدان للأمام من الصدر إلى انخفاض (الثقب القفوي Occipital foramen) في مؤخرة الرأس (الشكلين رقمي ٧، ٤؛ ٨، ٤). وتوجد صفيحة شعيرية حول محيط كل وتد، وتكون في وضع بحيث عندما تقف النحلة على سطح افقي فإن شعيرات كل صفيحة من الصفيحتين تلامس علبة الرأس [٤]، [٥]. ويمكن للرأس أن تدور حول محورها المستعرض متمركزة على

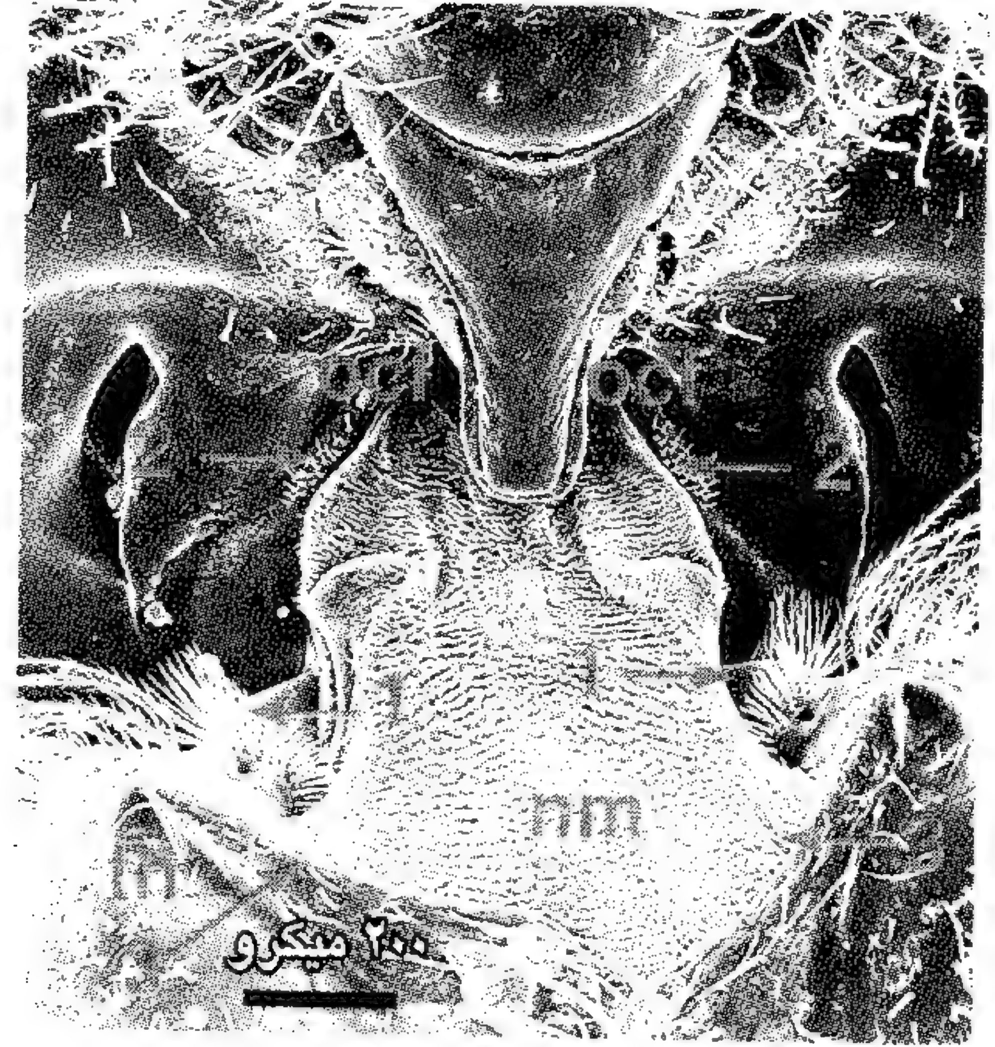




الشكل رقم (٧، ٤). (أ) عندما تقف النحلة على سطح أفقي تتجه الرأس لأسفل بشكل مستقيم (انظر النجوم) وتكون الشعيرات المحيطة بالزوائد فوق الأسترنة على اتصال بالرأس.

(ب) إحدى الزوائد فوق الأسترنة الموجودة بالرقبة ترى من السطح الداخلي. تتجه الحافة الأمامية العليا الصدر (السهم رقم٢) وعلى الحواف الجانبية للصدر (السهم رقم ٣)، ولكن الصفائح الشعيرية فوق الأسترنية (الأسهم رقم ١) هي الأعضاء النشطة في الجاذبية.

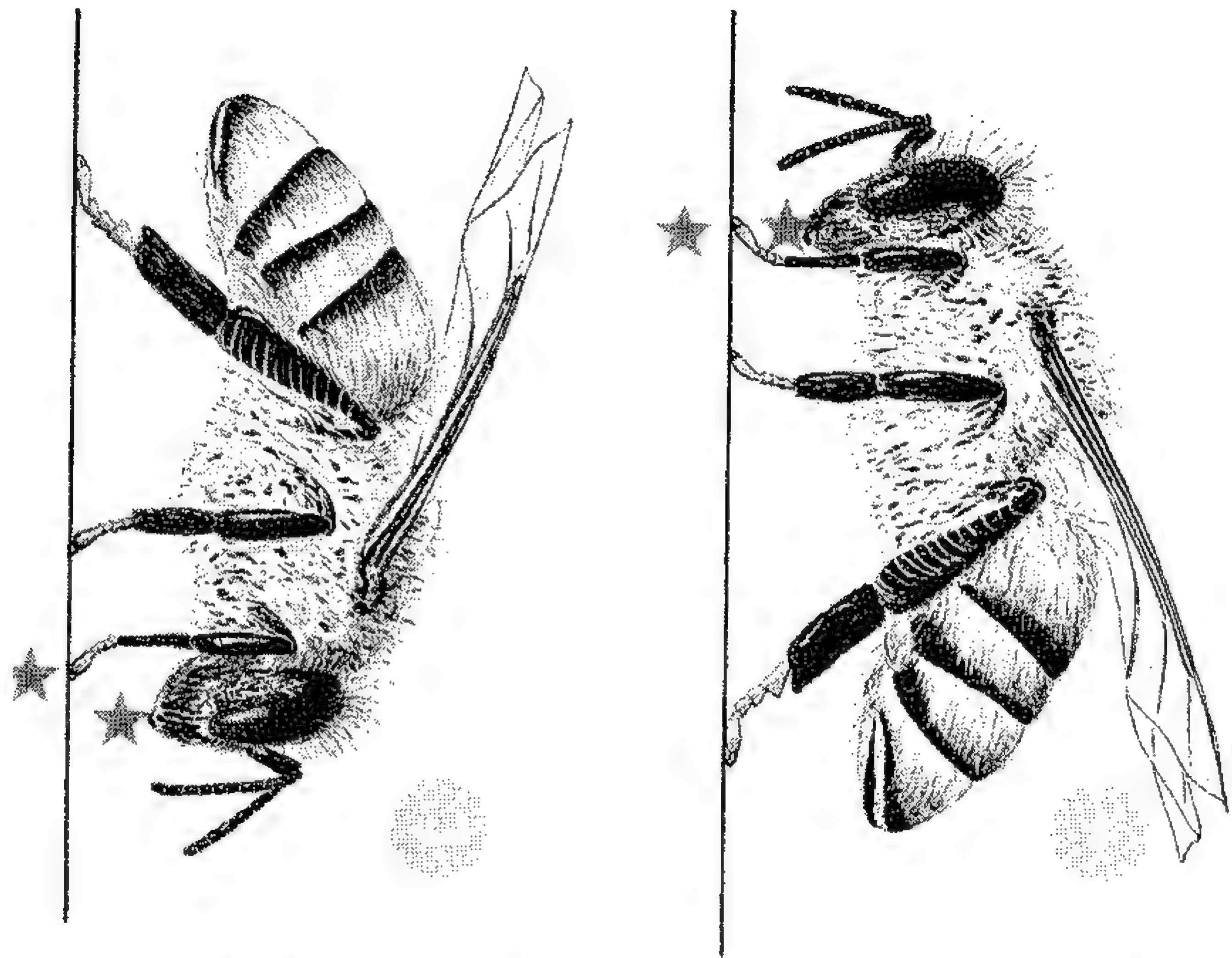
(ج) جزء من صفيحة شعيرية (hp) على زائدة فوق استرنية على الجانب الأيمن للرقبة. منظر جانبي. لاحظ وجود علبة الرأس (hc) وغشاء العنق (nm).



الشكل رقم (٨ , ٤). منظر بطني للرأس وغشاء الرقبة غير المغلظ والصدر في شغالة نحل العسل. تم جذب الرأس للأمام لإظهار المناطق السفلى والجانبية للصفائح الشعيرية فوق الاسترنية (الأسهم رقم ١). ويلاحظ أن الصفائح الشعيرية على جانب الثقب القفوي (ocf) عند اتصال الرأس بالعنق) لها دور في جهاز الاستقبال الذاتي لل ـاذبية الأرضية في النحلة (الأسهم رقم ٢). تحدد شعيرات المستقبلات الميكانيكية (السهم رقم ٣) السطح البطني للصدر (th) ويمكن انحرافها نتيجة حركة غشاء الرقبة (nm)، ولكن ليس من المعروف ما إذا كان لها دور في جهاز الاستقبال الذاتي للجاذبية الأرضية أم لا.

الأوتــاد الجليديــة. ويقع مركز جاذبيــة الرأس تحت نقطة التمفصــل مع الصدر، وبالتالي فإن النحلة عندما تزحــف لأعلى على سطــح رأسى تسقــط الرأس لأسفل وتنحني الشعيرات الحسية للأوتاد الموجودة في الجهة البطنيــة بقوة كبيرة (الشكل رقم ٩ , ٤ أ) [٥]. وعندما تتحرك النحلــة لأسفل فإن الرأس تتــدلى لأسفل ليميل النصــف الظهري من الخلــف تجاه الصــدر. وفي هذا الوضع تتنبه الشعيرات الحسية الظهرية الموجودة على الصفائح الشعيرية (الشكل رقم ٩ , ٤ ب). ويلاحظ أن الصفائح الشعيرية الإضافيــة الموجودة خلف الأوتاد مباشــرة في منطقــة مقدم العقلــة من الناحيــة البطنية للصدر Episternum قــد تتنبــه أيضــا بحــركات الرأس، ولكن ليــس من الواضــح مــا إذا كانت تلك الصفائــح تلعب أي دور في استقبال الجاذبية [٧]. إذا كانــت وجهــة النحلــة لأعلى علــى القرص وغيرت اتجاهها لتمشي عبره مائلــة بزاوية، فإن التأثير على شعيرات المستقبلات الميكانيكية لكل ناحية من ناحيتى الرأس يصبح غير متماثل. ويــدل الدوران في اتجاه عقــارب الساعــة إن وزن الرأس ســوف يضغط بقوة أكــثر وأكثر على شعيرات الصفيحــة الشعيرية اليمنى، وســوف يقل الضغط على شعــيرات الصفيحة الشعيرية اليســرى أو يختفي تمامــاً عندما تأخــذ النحلة وضعاً مستعرضا عــبر القرص. وعندما تــدور النحلة لاحقاً تجاه وضع الرأس السفلي، يستمر التأثير على شعيرات الصفيحــة اليمنــى، وينتشــر تدريجيــا مــن المساحة الجانبيــة إلى المساحة الظهرية للصفيحــة عند دوران الحشــرة. وعندما تكــون الحشرة في الوضــع "السفلي البطنــي" فــإن الضغط الأعظــم يبــدأ في الانتشار مرة أخرى على المنطقة الظهريــة للصفائح على كلا جانبي الرقبة [٥].

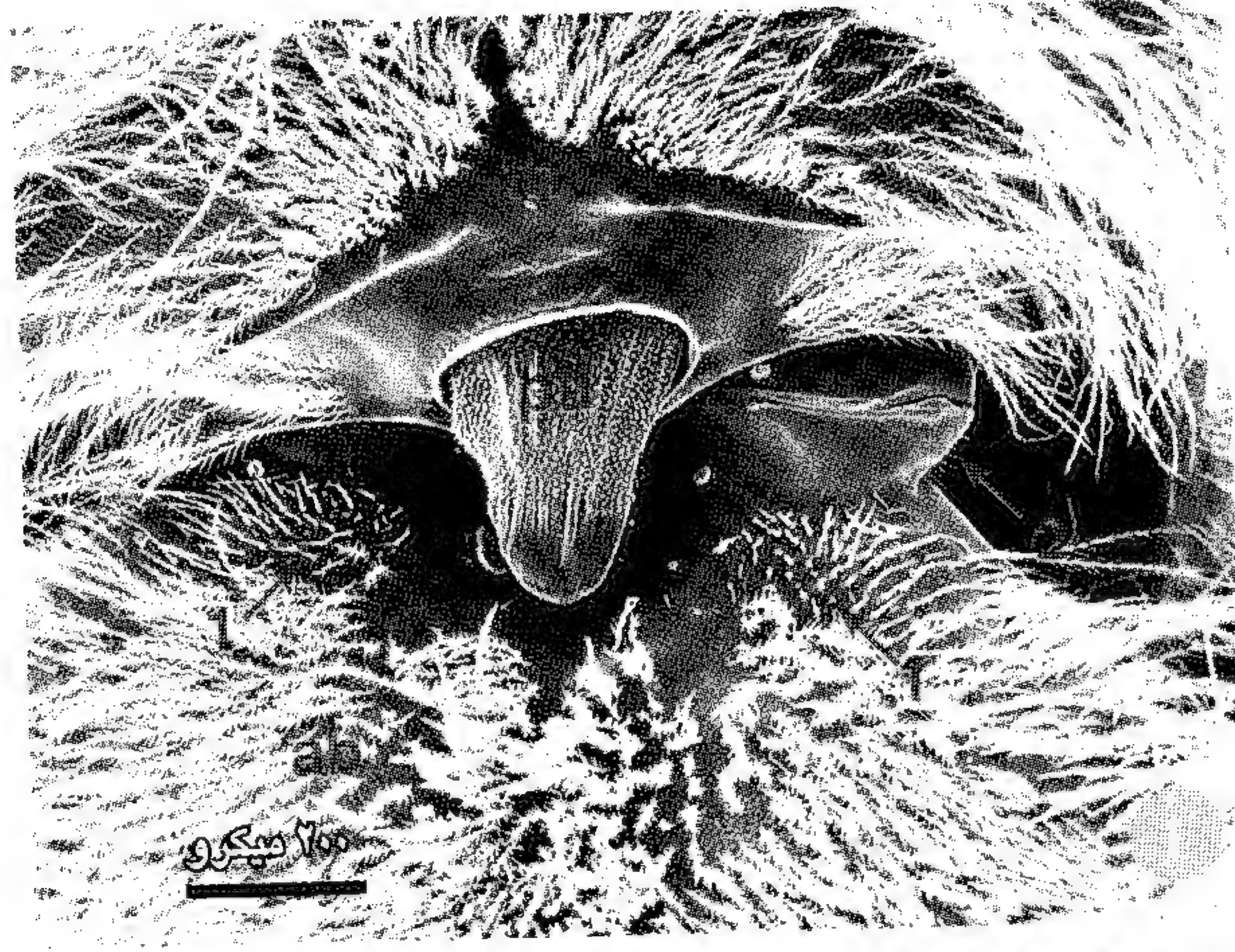
تتجمــع الشعــيرات المنفــردة المكونــة للصفائــح الشعيرية في تجاويفهم بطريقــة بحيث يفضل انحنائهم في اتجــاه واحــد مانحــاً إياهــم حساسيــة الاتجــاه (الأشــكال رقــم ٧ , ٤ - ١٦ , ٤ ، انظــر أيضا الفصل الأول). وتنتشــر حساسيات الاتجــاه للشعيرات بطرق مختلفــة على الصفائــح الشعيرية بالرقبــة، حيث يمكن لشعــيرات محــدودة أن تنحني نتيجة حــركات خاصة للرأســ. ويلاحــظ أن الاستجابة المتأخــرة للانحناء تبدو قصيرة جدا، كما يــزداد تردد السيالات العصبية المثــارة كلما زادت درجة انحناء هذه الشعيرات. ولا تتكيف استجابة الشعيرات تماماً طالما هي منحية [٦].



الشكل رقم (٩ , ٤). (أ) يقع مركز جاذبية الرأس في الناحية البطنية للذوائد فوق الإسترنية. عندما تمشي النحلة لأعلى تتجه الرأس لأسفل بالنسبة لوضع يجب أن تأخذه على سطح أفقي (انظر النجوم) وهنا تتنبه الشعيرات البطنية للصفائح فوق الإسترنية.

(ب) عندما تمشي النحلة لأسفل فإن الجزء البطني الثقيل من الرأس للخلف

وتنبيه الشعيرات الظهرية الموجودة على الصفائح الشعيرية فوق الإسترنية.





الشكل رقم (٤,١٠). (أ) الصفائح الشعيرية في منطقة الخصر. تم شد الصدر (th) عن البطن (ab) وبالتالي يتمدد الخصر (pt) ليظهر صفيحتان شعيريتان ظهريتان (الأسهم رقم ١) على البطن. يميل الصدر قليلا إلى اليمين ليظهر موقع الصفيحة الشعيرية الجانبية اليمنى (السهم رقم ٢).

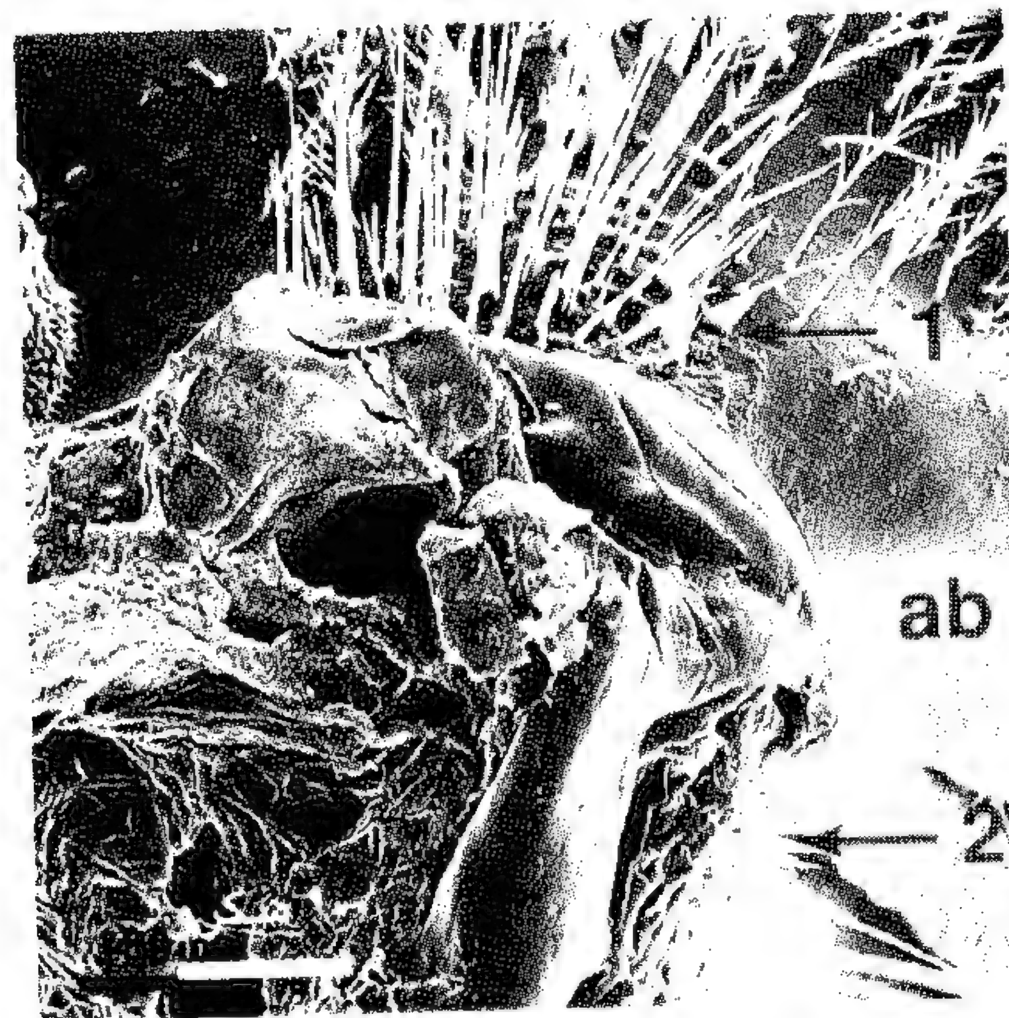
(ب) برتب الجانب الأيمن لتظهر الصفيحة الشعيرية الجانبية (السهم رقم ٢). لاحظ وجود الصفيحة الشعيرية الظهرية (السهم رقم ١).

وبناء عليه فإن الصفات التركيبية والفسيولوجية للشعيرات تسمح لها بالتسجيل السريع للوضع الدقيق المحكم للرأس بالنسبة للصدر.

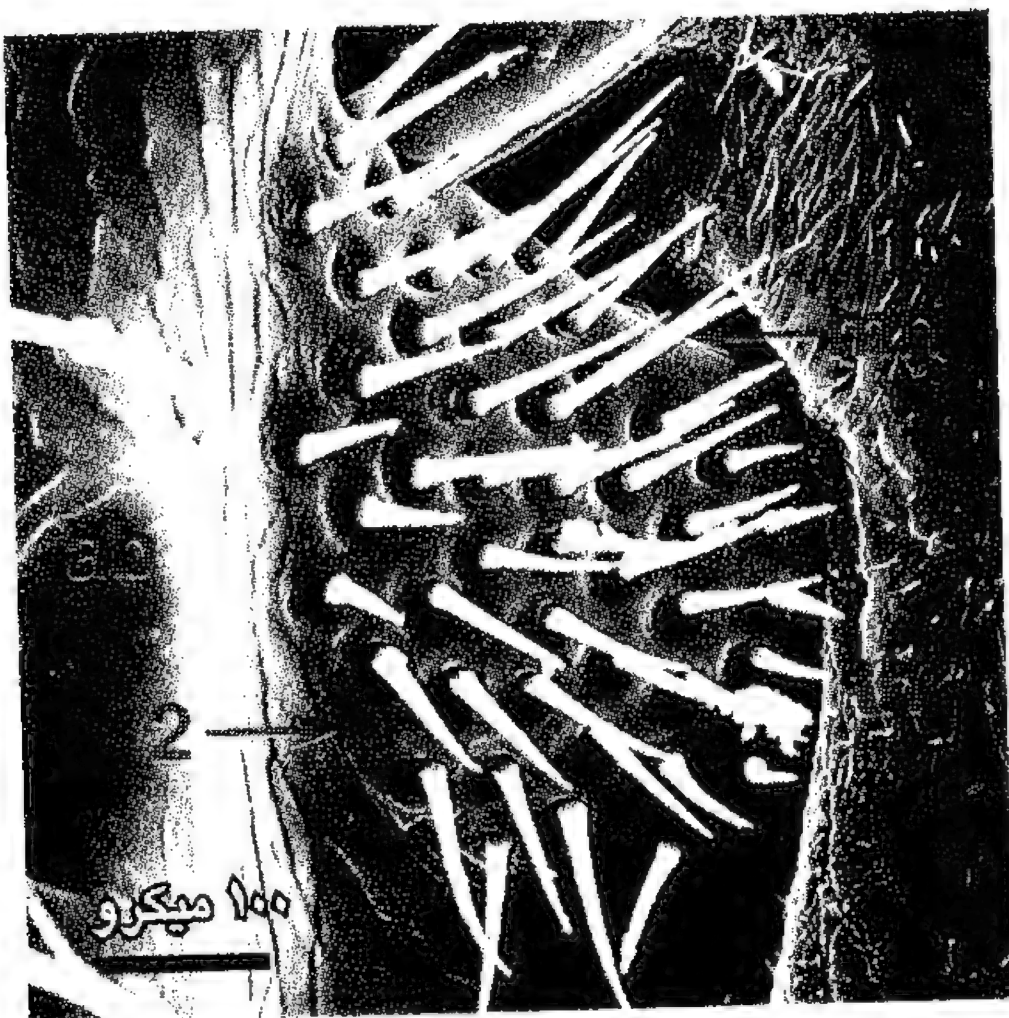
الصفائح الشعيرية بالخصر

The petiole hair plates

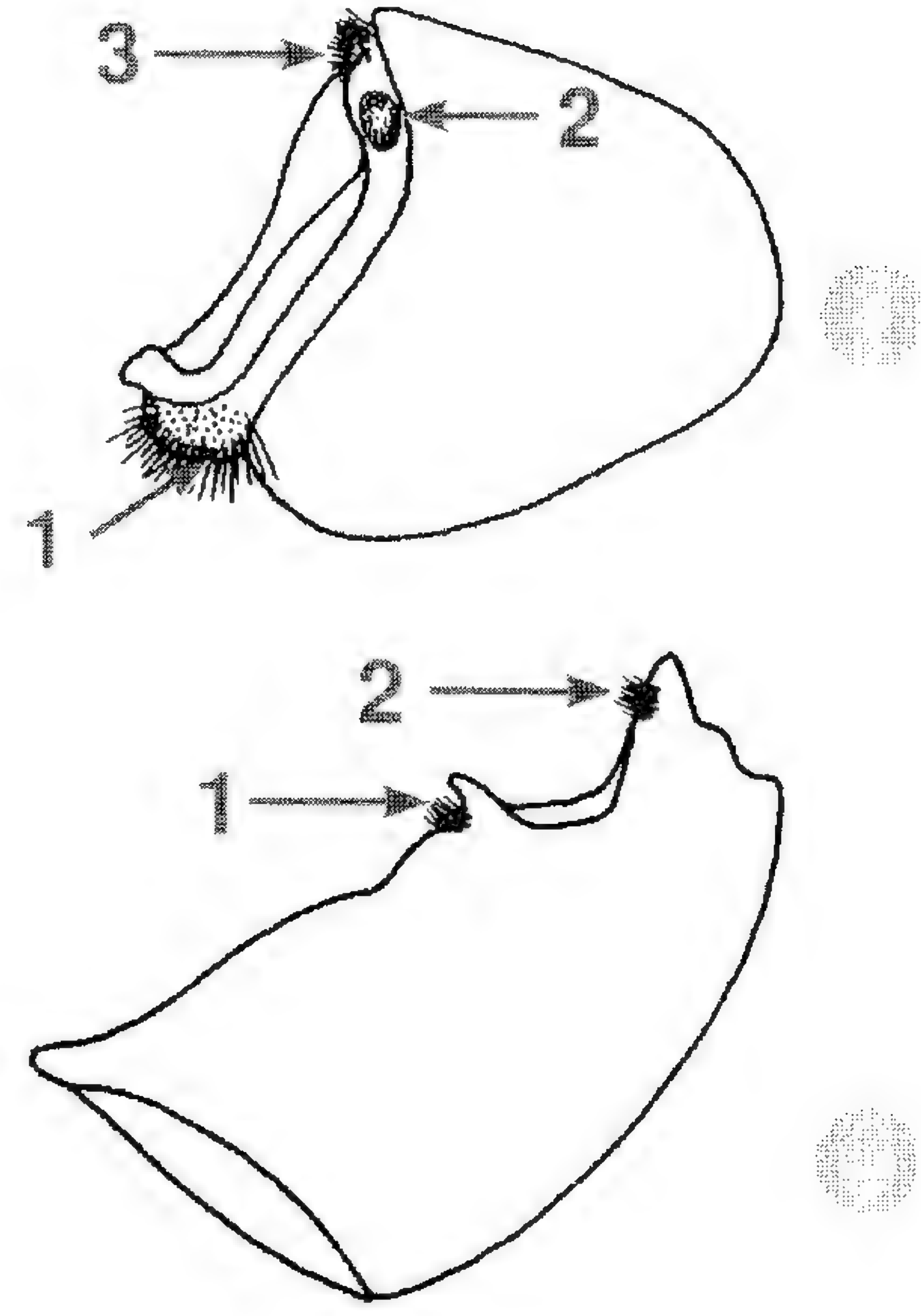
عند نقطة التقاء الصدر بالبطن يوجد زوجان من الصفائح الشعيرية التي تسجل حركة البطن بالنسبة للصدر، منها زوج يتم تنبيهه من الناحية الظهرية والزوج الآخر من الناحية الجانبية (الأشكال رقم ٤,١٠ أ، ب؛ ٤,١١؛ ٤,١٢). عندما تقف النحلة على سطح أفقي، فإن البطن تتدلى لأسفل، وتدفع شعيرات المستقبلات الميكانيكية الخاصة بالصفائح الشعيرية الجانبية تحت ثنية جليد الخصر لتنتج قوة متساوية على كل جانب. وإذا تحركت نحلة على سطح رأسي متجهة في مشيتها لأسفل، فإن وزن البطن يدفع شعيرات الصفائح الشعيرية الظهرية مقابل الصدر، بينما تظل شعيرات الصفائح الجانبية حرة[٣]. وإذا استدارت النحلة واتجهت لأعلى رأسيا، فان البطن تتدلى لأسفل ولا تتنبه الصفائح الشعيرية الظهرية والجانبية. وعندما تتحرك النحلة بزاوية عبر السطح



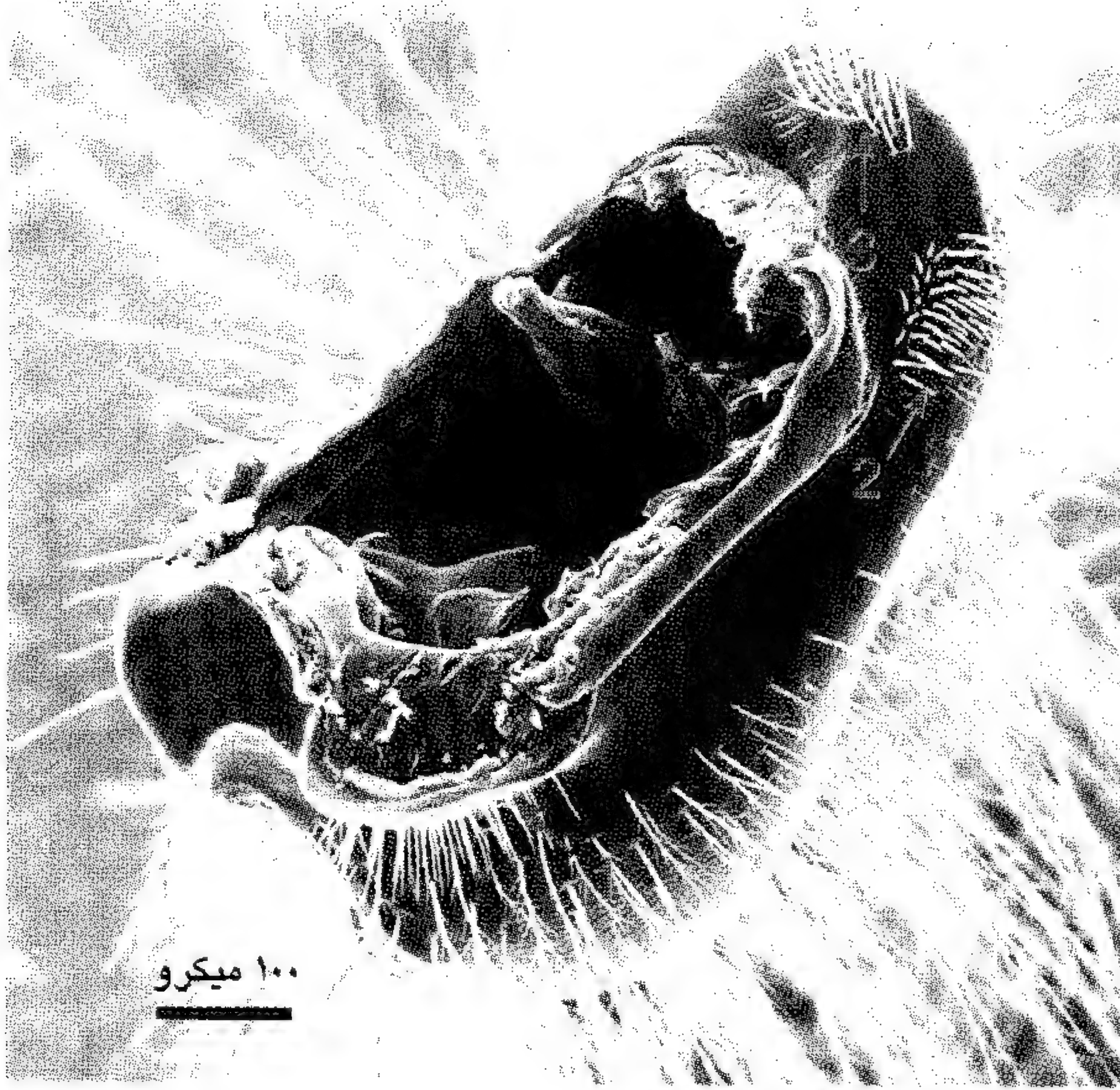
الشكل رقم (٤,١١). الصفيحة الشعيرية الظهرية اليسرى (السهم رقم ١) والصفيحة الشعيرية الجانبية اليسرى (السهم رقم ٢) يمكن رؤيتهما معا عند نزع الصدر من منطقة الخصر وتظهر البطن (ab) من الأمام.



الشكل رقم (٤,١٢). صفيحة شعيرية جانبية يمنى (السهم٢) تظهر من الجانب مع الصدر (th) في وضعها الطبيعي وتبين كيف تتداخل الشعيرات المستقبلة الميكانيكية (mh) مع الصدر وتنثني بالحركة النسبية للصدر والبطن (ab).



الشكل رقم (٤,١٣). أ) شكل تخطيطي يبين أوضاع ثلاث صفائح شعيرية (الأسهم ١، ٢، ٣) على الحافة العليا لحرقفة الرجل الأمامية عند نقطة تمفصل الرجل مع الصدر. ويلاحظ أن حركة الحرقفة بالنسبة للصدر تسبب انحراف الشعيرات المستقبلة الميكانيكية.
(ب)أوضاع صفيحتين شعيريتين (الأسهم ١، ٢) للحلقة الثانية من الرجل (المدور). تسبب الحركة النسبية للحرقفة والمدور تنبيه هذه الصفائح الشعيرية. يوجد بالزوج الأوسط والخلفي من الأرجل نفس الصفائح على الحرقفة والمدور.



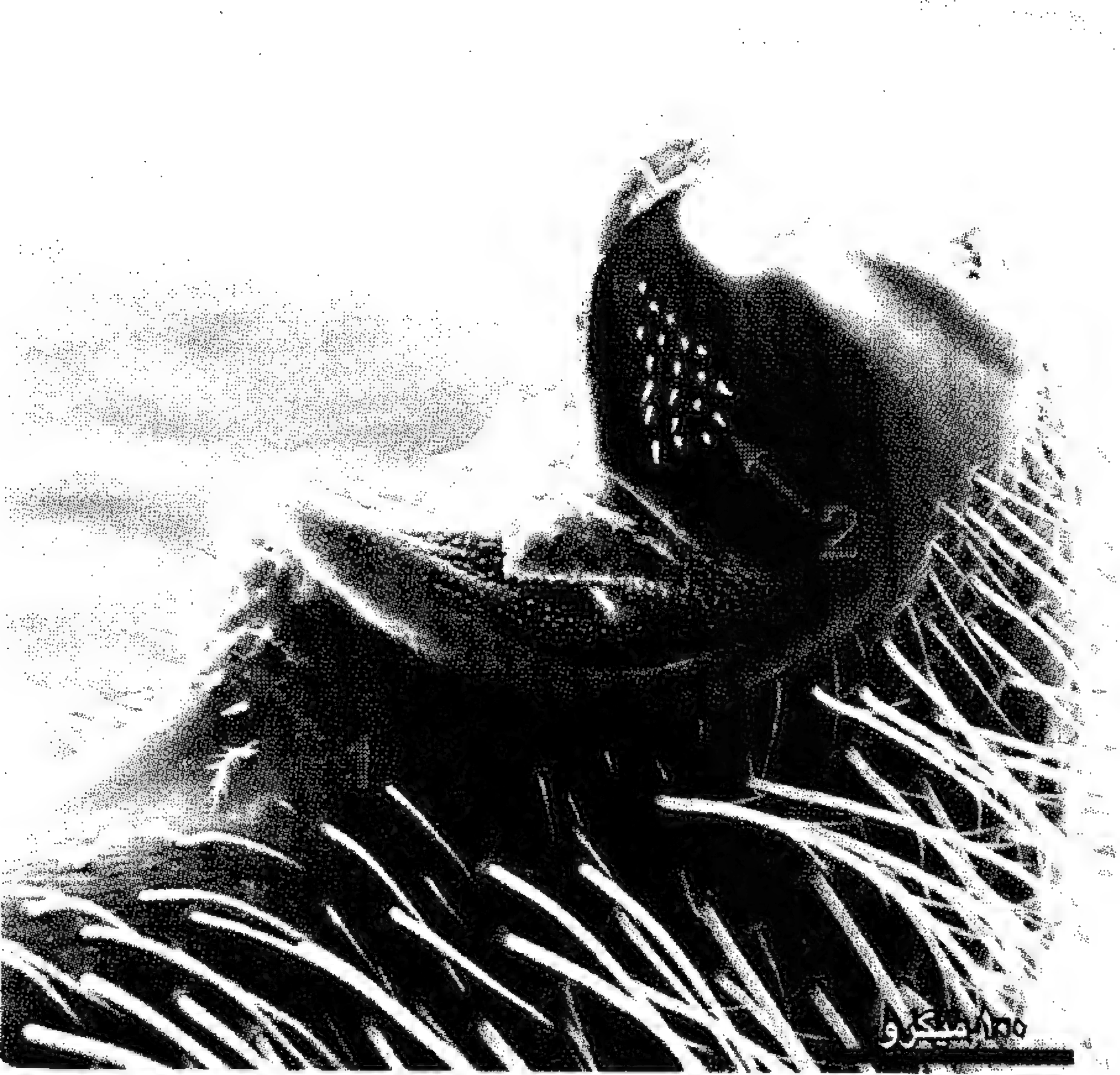
الشكل رقم (٤,١٤). تم إزالة حرقفة الرجل الأمامية من نقطة تمفصلها مع الصدر لإظهار حافتها العليا. لاحظ الصفيحة الشعيرية الأولى (السهم ١) والثانية (السهم ٢) والثالثة (السهم ٣).

الرأسي ، يسبب وزن البطن تدليها لأسفل وبالتالي تميل لجانب واحد بالنسبة للصدر مسببة تنبيهاً غير متماثل للصفائح الشعيرية.

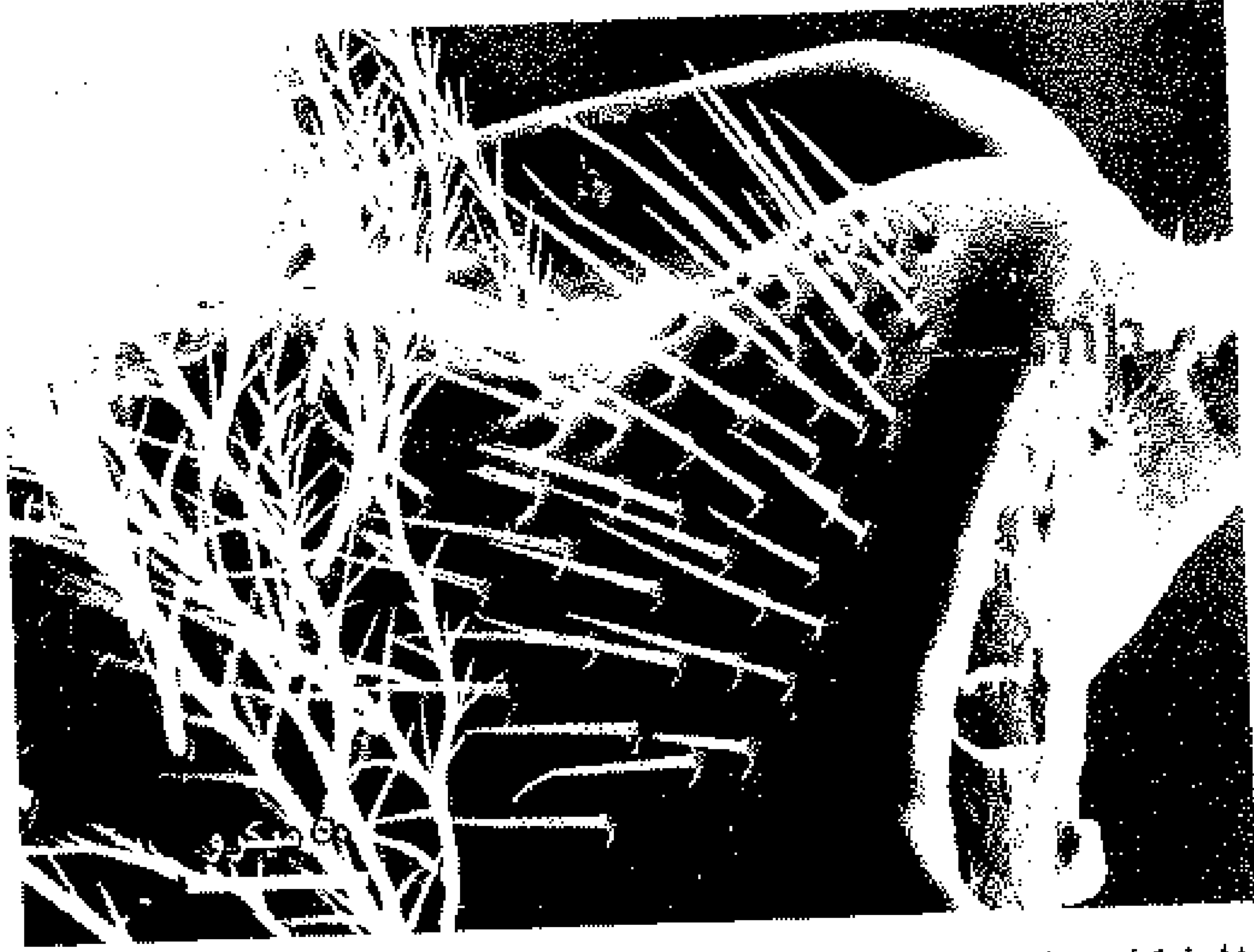
الصفائح الشعيرية بالأرجل

The leg hair plates

توجد صفائح شعيرية صغيرة على أرجل النحلة(٧). تحتوي العقلة القاعدية للرجل (الحرقفة Coxa)ايضا علي ثلاثة صفائح على الحافة حيث تتمفصل مع الصدر (الأشكال رقم ٤,١٣ أ؛ ٤,١٤ ؛ ٤,١٦). توجد أيضا صفيحتان شعيريتان عند ارتباط الحرقفة بالعقلة الثانية للرجل (المدور Trochanter)(الأشكال رقم٤,١٣ ب؛ ٤,١٥؛ ٤,١٧). هذه الصفائح الشعيرية صغيرة جداً لدرجة أنه يمكن رؤيتها فقط عند فصل العقل من روابطها عند نقطة التمفصل. وقد وجد أن الصفائح الحرقفية تؤدي بعض الإسهامات في استقبال الإحساس بالجاذبية الأرضية في النحلة،



الشكل رقم (٤,١٥). تم إزالة مدور الرجل الأمامية من نقطة تمفصله مع الحرقفة لإظهار الصفيحتين الشعيريتين الأولى والثانية (الأسهم ١، ٢).



الشكل رقم (١٦ ,٤). الصفيحة الشعيرية الأولى على الحرقفة. لاحظ أن رمح كل شعرة مستقبلة ميكانيكية (mh) تظهر بدون تماثل في جيب الشعرة مما يجعل هذه الشعيرات حساسة للاتجاهات.

حيث أن إزالة الصفائح الحرقفية من جانب واحد من الأرجل تتؤدى إلي تغير وضع الرأس المعتاد وتعطل الحركة الانعكاسية العادية للرأس أثناء السير [٧].

عند اختبار سلوك النحلة بعد قطع شعيرات الصفائح الشعيرية الفردية، أو قطع الأعصاب التي تغذيها، أو وضع مادة لاصقة على الروابط في أوضاع غير طبيعية، وحينئذ يمكن تحديد الإسهامات التي تقوم بها كل صفيحة من الصفائح المختلفة [٣]، [١٢] وقد وجد أن الصفائح الشعيرية الموجودة برقبة النحلة هي أكثر الأعضاء أهمية في استقبال الجاذبية. فإذا حدث انفصال للدخل العصبي من صفائح الرقبة الشعيرية يظهر ضعف واضح في استجابة النحلة للجاذبية وفي قدرتها على أداء الرقصات التوجيهية بطريقة سليمة.

وتبدى الحشرات الموضوعة على سطح رأسي في الظلام عادة استجابة موجهة لمجال الجاذبية الأرضية (الاستجابة للجاذبية الأرضية Geotatic response). وقد تبدى إحدى الحشرات استجابة سالبة للجاذبية الأرضية عند سيرها لأعلى على سطح رأسي، أو أنها تسير لأسفل مبينة استجابتها الموجبة للجاذبية الأرضية. وتختلف الزاوية التي يعملها المحور الرأسي. ففي نحل العسل (باستثناء النوع *Apis florea*) وجد أن زاوية التوجيه التي تعملها النحلة على سطح ما لا تعتمد على الجاذبية الأرضية نتيجة وجود سطح مائل: هذا السلوك يمحو تأثير وجود اي انحناءات للقرص عند رقص نحلة العسل [٣]، [٨]. وتتأثر هذه الاستقلالية وعدم الاعتماد بتداخل الدخول العصبية للصفائح الشعيرية الموجودة بالخصر والأرجل. هذان النظامان لهما تأثيرهما المعاكس، حيث أن الزيادة في منبه الجاذبية الأرضية على الصفائح الشعيرية للخصر ينتج عنه انخفاض في زاوية التوجيه للنحلة بالنسبة للاتجاه السالب للجاذبية الأرضية، بينما أي زيادة مماثلة في قوة الجاذبية الأرضية على الصفائح الشعيرية للأرجل تؤدي إلى زيادة في زاوية التوجيه. أما بالنسبة للنحلة من النوع *Apis florea* فإن رقصها على سطح أفقي في العراء يبين اتجاه مصدر الغذاء بالنسبة للشمس. ويلاحظ أن الصفائح الشعيرية الموجودة على أرجل هذه الحشرة لا تساهم في سلوك الجاذبية الأرضية.

ثانياً: استعمال الجاذبية الأرضية للإشارة عن الاتجاه في الرقص الاهتزازي
The use of gravity to signal direction in the waggle dance

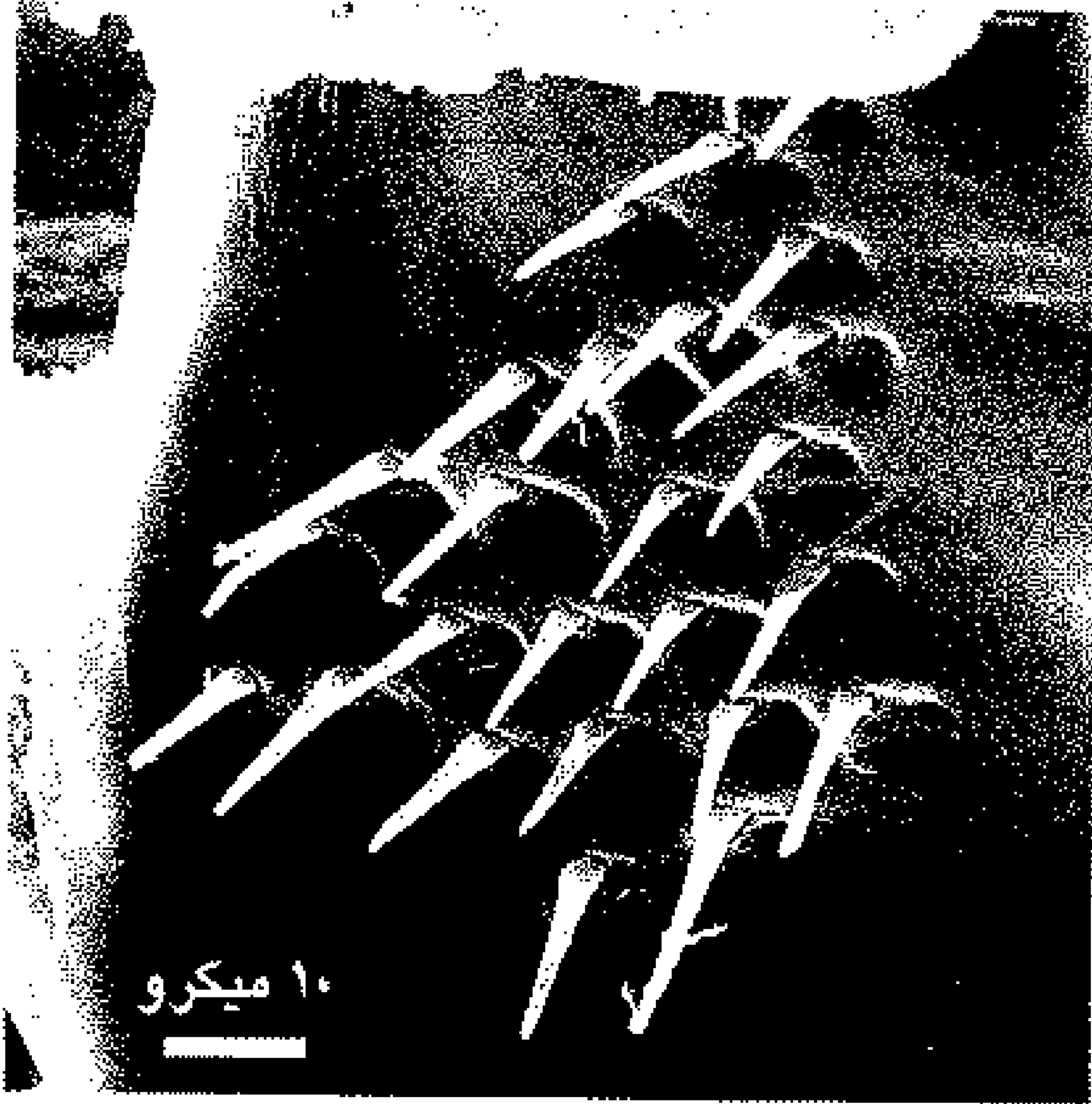
يتضمن الرقص الاهتزازي في نحلة العسل من النوع *Apis mellifera* تغيير زاوية التوجيه بالنسبة للشمس إلى زاوية توجيه بالنسبة للجاذبية الأرضية. فكيف يمكن للحشرة أن تنجز ذلك؟. إن مشاهدات سلوك التوجيه للنحل والحشرات الأخرى تمدنا ببعض البيانات [٣]، [٥]، [٩]. فإذا حفظ النحل على سطح أفقي في حجرة مظلمة مع وجود مصدر ضوء كنقطة مضيئة، فإن كثير من أفراد النحل تستجيب حيث تتحرك تجاه الضوء. وتعرف هذه الاستجابة الموجبة للضوء بالانتحاء الضوئي الموجب. وقد وصفت بأنها موجبة لأن الحشرة تتجه ناحية الضوء. كما يقوم بعض النحل بالسير بعيداً عن الضوء. وهذا ما يسمى بسلوك الانتحاء الضوئي السالب. وقد يتغير مظهر سلوك الانتحاء الضوئي في الحشرات نتيجة بعض العوامل الخارجية مثل الحرارة أو الرطوبة، أو نتيجة بعض العوامل الداخلية مثل المستويات الهرمونية أو الاتزان الحيوي داخل الجسم. وكما هو الحال في هذه الاستجابات للانتحاء الضوئي، فإن الحشرات يمكنها أن تبدى استجابات سالبة وموجبة للجاذبية الأرضية عندما تسير على سطح رأسي في الظلام. وقد يختلف مظهر الاستجابة للجاذبية الأرضية نتيجة تأثير عوامل خارجية وداخلية أيضا. فمثلاً، نحلة العسل من النوع *Apis mellifera* تكون سالبة الاستجابة للجاذبية الأرضية في الصباح بينما تكون موجبة لهذه الاستجابة في المساء [١٠]. وإذا ما وضع النحل الذي يبدى

استجابــة للانتحــاء الضوئي الموجــب في الظلام على سطــح رأســي فإنه يبــدي استجابــة سالبــة للجاذبية الأرضية، حيث يسير رأسيــاً لأعلى القرص. ويقترح بعضــ الباحثــين أن التنسيق بين هاتــين الاستجابتين الأوليتــين والخاصتين بالتوجيــه (الانتحاء الضوئي الموجــب بالتوجيه السالــب للجاذبيــة الأرضية) هي نقطــة البداية لتغيير اتجاه الحشــرة بالنسبة للشمس إلى اتجاهها بالنسبة للجاذبية الأرضية [٥]، [١١]

ويمكــن لبعض أنــواع الحشرات أن تحــول زاوية السـير على السطــح الأفقي بالنسبة للشمــس إلى زاوية السـير لأعلــى بالنسبة للجاذبيــة الأرضيــة على سطح رأسي في الظلام، ولو أن كثير من هذه الأنواع تؤدي ذلــك بكفاءة أقــل من النحلة حيــث تخلط مثــلا اليسار باليمين [١٢].

يمكن لبعض الحشــرات أن تغير من اتجــاه مشيتها على سطــح منحنى وتحافــظ على هذا الاتجــاه الجديد بالنسبــة للجاذبية الأرضية لمــدة طويلة. ويعرف هذا النــوع مــن الاستجابــة باســم الاستجابــة السلوكيــة Geameno laxis ويمكــن أن يحــدث التغيــير في الاتجاه تلقائياً أو يمكن أن تتعلمه الحشرة؛ فالحشرات الاجتماعيــة مثــل النحــل والنمــل يمكنها تعلــم اتجاه الانحناء الأرضي جيداً، ويمكن أن تنسخ الاتجاه الذي تعلمتــه بقليل من الخطــأ. لذلك توجــد عناصر السلوك المتضمنة إشارات الاتجــاه في الرقص الاهتزازي في أنــواع كثيرة مــن الحشــرات. ومن الممكــن أن يعمل الضغــط الانتخابــي علــى مثل هــذا السلــوك في نحلة العســل، وبالتالي فــإن معلومات الاتجــاه تصبح غير غامضة [١١]، [١٢].

توجد عدة آلاف من أنواع النحل، ولكن أربعة منها هــي التي يعرف عنها بأن لديهــا إمكانية تقدير مسافة واتجاه مصدر الغذاء بالرقص. وكان من المعتقد منذ فــترة طويلة أن نحل العسل يقوم بحركاته الراقصة في مكان مكشوف على سطــح أفقي على قمة قرص محددا اتجــاه مصدر الغــذاء. وهــذا السلوك يظهــر في نحل العســل المتقــزم مــن النــوع *Apis florea* في دول جنوب شرق آسيا. أما نحــل العسل العملاق من النوع *Apis dorsata*، فــإن قرصه الكبير يتدلى من الأفرع المتينــة للشجرة أو الحجر، ولايوجــد سطح أفقي الذي مــن المفروضــ أن يرقص عليه. ترقصــ النحلة على القرص الرأسي في اتجاه مصدر الغذاء بواسطة تعديل



الشكل رقم (١٧, ٤). الصفيحة الشعيرية الثانية لمدور الرجل الأمامية. لاحظ أن رمح كل شعرة مستقبلة ميكانيكية (mh) تظهر بدون تماثل في جيب الشعرة.

الــدور الذي تلعبــه حاســة الإبصار بــدور الجاذبية الأرضيــة بالرغــم مــن أن النحلة لازالت قــادرة على رؤيــة السماء. وتعيشــ نحلة العســل الأسيوية *Apis cerana*، ونحلة العسل الأوروبية *Apis mellifera* في محبســ، حيــث ترقصــ في الظلام وتفتقــد وجود أسطــح أفقية على قمــة القرص ذي السطــح الرأسي. ويحــول كلا النوعــين من النحــل زاويــة الشمس إلى زاوية مرتبطة بالجاذبية الأرضية، ولكن كلا النوعين من النحل بالإضافة إلى النوع *Apis dorsata* يمكنها القيــام بعمليــة الرقص علــى سطح أفقــي معبرين عن الاتجــاه باستخــدام حاسة الإبصــار. ويقترح، من خلال المشاهــدات عن سلوك الأربعــة أنواع من نحل العسل السابق ذكرهــم، أن الرقص المبكر للنحل كان علــى سطح أفقي في الهــواء الطلق، ويحــدث بعد ذلك تحويــل الإحساس البصــري إلى إحســاس بالجاذبية الأرضيــة، حيث تختفــي الأسطــح الأفقيــة ويتم بناء العشوش في الكهوف [١١]. وعموماً، فإن الدراسات الحديثــة عن نوعــي النحــل *Apis dorsata* و *Apis florea* تقترح أن رقصهما أكثر تعقيداً عما يعتقد حتى الآن. وليــس من المفروضــ اعتبار أن هــذه العملية بسيطة كما هــو معروف في رقصات النحل من النوعين *Apis cerana*، *Apis mellifera* [١٢]).



الشكل رقم (١,٥). شغالة نحل العسل تمتص الرحيق من زهرة البرسيم البيضاء. الخرطوم غير مثنى بل مفرود، والجلوسا ممتدة لتصل إلي موقع الرحيق في الزهرة. لاحظ أن الجلوسا تنتهي في التركيب على هيئة فص يشبه الملعقة يسمى الشفية.

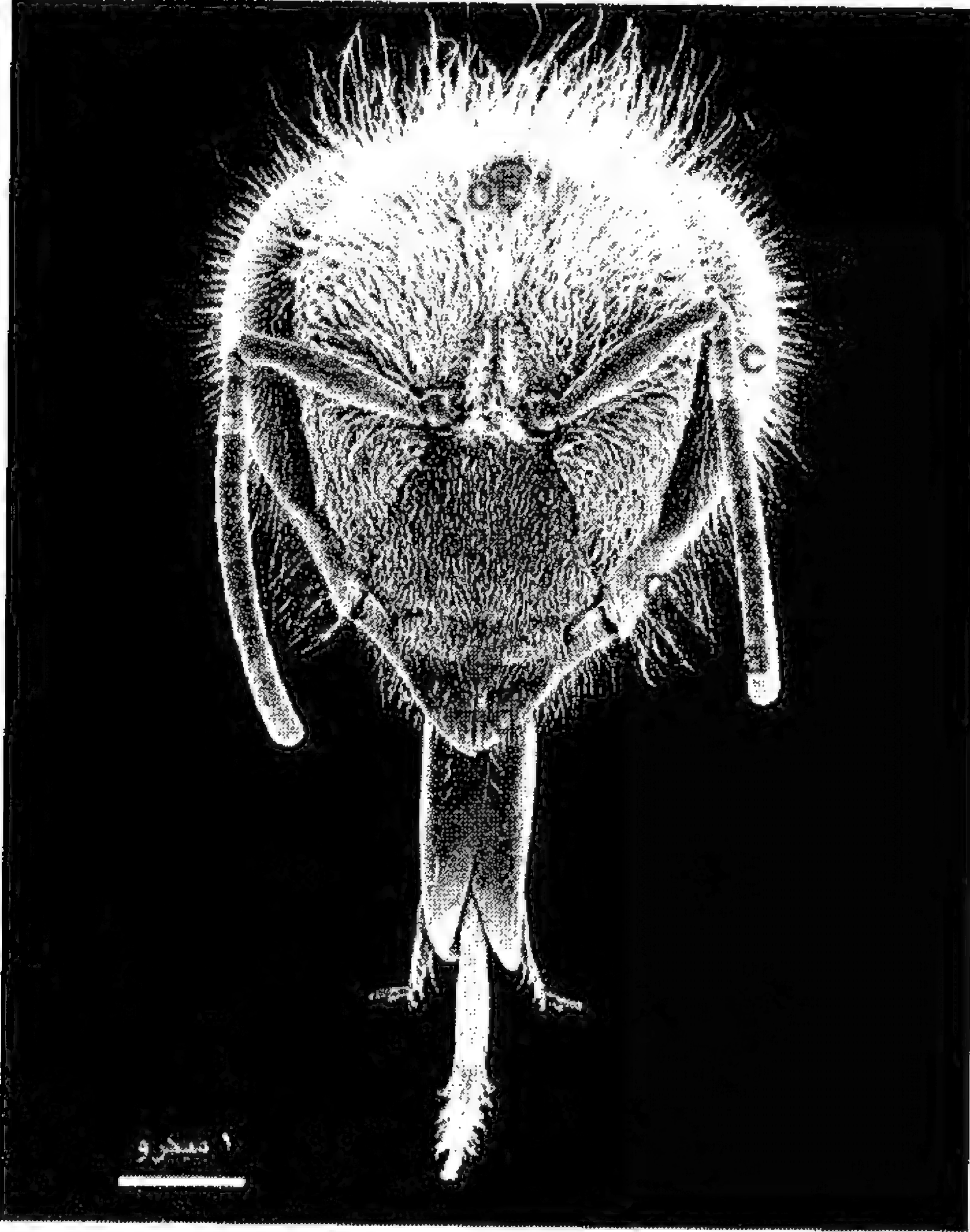
التغذية: (١, ٥) إستخدام أجزاء الفم
Feeding Using the mouthparts

توجد أربعة مصادر تفي بالغرض لإعالة طائفة النحل، حيث يتم تجميع الرحيق وحبوب اللقاح كطعام ومنهما تحصل الطائفة على المواد النشوية (الكربوهيدراتية)، والبروتينية وبعض الدهون. كما يتم جمع الماء لتخفيف العسل ليناسب تغذية اليرقات، كما يستخدم في ترطيب العش بتبخيره فيه لخفض درجة حرارته في حالة الجو الحار. يسيل صمغ النحل، وهو مادة راتينجية من معظم الأشجار عند قطعها أو جرحها، ويطلق عليه البروبوليس propolis، ويقوم النحل بجمعه ويستخدم في سد شقوق أو ثقوب العش أو الخلية، وكما يستخدم في تلميع الأقراص وتدعيمها عند الضرورة.

هذا وقد قدر في المتوسط أن الطائفة تربي ١٥٠٠٠٠ نحلة، وهذا العدد يحتاج إلى ٢٠ كيلوجراماً من حبوب اللقاح، ٦٠ كيلوجراماً من العسل في السنة. وهذا الكم من الغذاء يحتاج إلى حوالي ٣ مليون رحلة سروح لجمع الرحيق الذي يكفي لعمل ٦٠ كيلوجراماً من العسل، حوالي ٣, ١ مليون رحلة لجمع ٢٠ كيلوجراماً من حبوب اللقاح، حيث يغطي النحل السارح خلال هذه الرحلات مساحة قدرها ٢٠ مليون كيلو متراً. وبالتالي، فإن البحث عن الغذاء وجمعه وتغذية اليرقات تعتبر من أهم الأنشطة التي تؤديها الشغالات في الطائفة.

أولاً: أجزاء فم النحلة
The bee‹s mouthparts

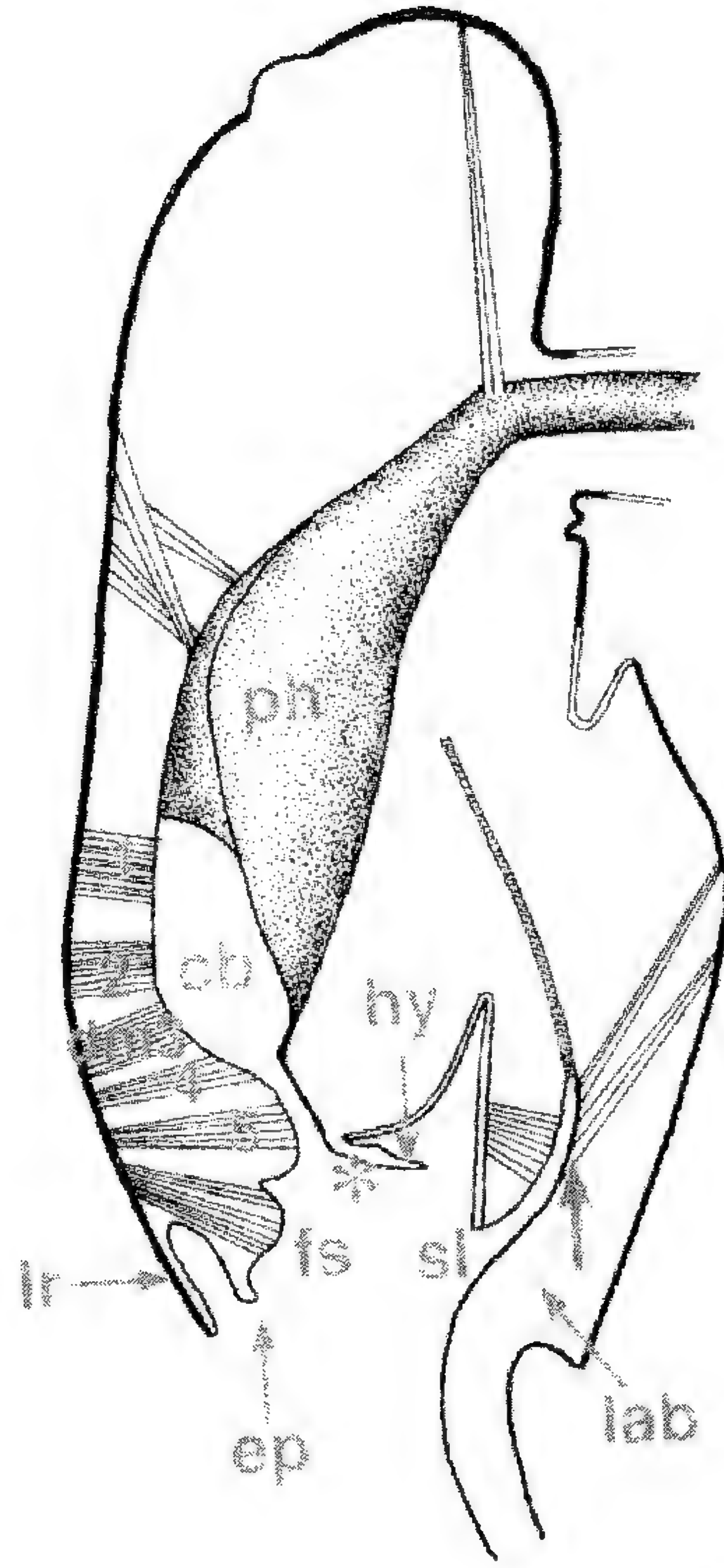
أجزاء فم الحشرة مصممة للقرض والمضغ ومعالجة الغذاء في تجويف الفم. ولكثير من أنواع الحشرات أجزاء فم متحورة لتناسب عادة غذائية خاصة. فمثلاً، توجد أجزاء الفم الثاقبة الماصة في إناث الحشرات الكاملة من البعوض، وفي حشرات أخرى تمتص العصارة النباتية. أما بالنسبة للنحلة، فإن أجزاء فمها يجب أن تتغلب على أي عوائق تحول دون تحقيق المهام التالية: استخلاص السائل من الأزهار (الرحيق) (انظر الشكل رقم ١, ٥)، جمع الماء، نقل الرحيق للشغالات الأخرى، نضج العسل، تغذية يرقات النحل والملكة، ابتلاع حبوب اللقاح، معالجة الشمع عند بناء القرص، تنظيف العيون



الشكل رقم (٥,٢). منظر أمامي لعلبة رأس شغالة نحل العسل بخرطوم متمدد. ترتبط الشفة العليا (Lr) بالدرقة (cl). يتمفصل الفك العلوي (md) مع جانب علبة الرأس (الخد g). يشكل الفك السفلي مع الشفة السفلى الخرطوم (pbr). لاحظ وجود العين المركبة (c)، العين البسيطة الظهرية الوسطى (oc)، منطقة الجبهة لعلبة الرأس (f)، وقرن الاستشعار (a).

السداسية وإزالة أي زوائد وفضلات من الخلية، وفي النهاية، فإن أجزاء فم النحلة يجب أن تتكيف لكي تمتد داخل الزهرة للعق وامتصاص سوائلها وفي الإمساك بالأشياء ومعالجتها.

تشكل الصفيحة البسيطة المتمفصلة مع مقدم علبة الرأس الشفة العليا Labrum (الشكل رقم ٢, ٥). أما أجزاء الفم الحقيقية فهي تتكون من أزواج من الزوائد العقلية التي تشكل كل من الفكوك العليا Mandibles والفكوك السفلي Maxillae والشفة السفلية Labium. الفكوك العليا هي تراكيب قوية مغلظة ومسؤولة عن أي أعمال خاصة بالإمساك بالأشياء. وتكون الفكوك السفلي والشفة السفلي معاً الخرطوم Proboscis، حيث تشكل الشفة اليسرى اللسان الطويل المكسو بالشعيرات، وبذلك يصبح مجهزاً للعق السوائل. ويحاط اللسان بقناة الغذاء الانبوبية المكونة من امتداد أجزاء الفكوك السفلي والشفة



الشكل رقم (٣, ٥). يتم تناول الطعام أولا عن طريق التجويف قبل الفمي (النجمة)، حيث يتكون هذا التجويف من قواعد أجزاء الفم. يلاحظ أن الشفة العليا (lr) والشفة السفلى (lab) فقط هما الواضحتان في هذا القطاع الطولي. ينقسم التجويف إلى كيس أمامي (fs) وكيس خلفي (السهم). يستمر التجويف قبل الفمي ظهريا إلى منطقة الحلق (cb) الذي بالتالي يتدرج إلى البلعوم (ph). تمتد العضلات الباسطة (1-5 dm) في جدار الحلق لهذا التجويف ليسحب السائل بداخله، بينما تقوم حزم من العضلات المستعرضة بالضغط على هذا التجويف لدفع السائل الى منطقة البلعوم العضلية. يتصل بالشفة العليا حافة يطلق عليها فوق البلعوم (ep) وذلك من سطحها العلوي (انظر أيضا الشكل رقم ٣٢, ٥).

السفلى، حيث يمكن عن طريقتها امتصاص السوائل إلى داخل تجويف الفم. وتنثني جميع أجزاء تراكيب الفم للخلف قبالة الرأس عند عدم الاستعمال. يوجد تركيب وسطي يقع بين قواعد أجزاء الفم يسمى الزائدة اللسانية Hypopharynx ويفتح علي سطحه الأمامي فتحات قنوات الغدد تحت البلعومية. اما فتحات قنوات الغدد اللعابية فتفتح على السطح الخلفي لهذه الزائدة.

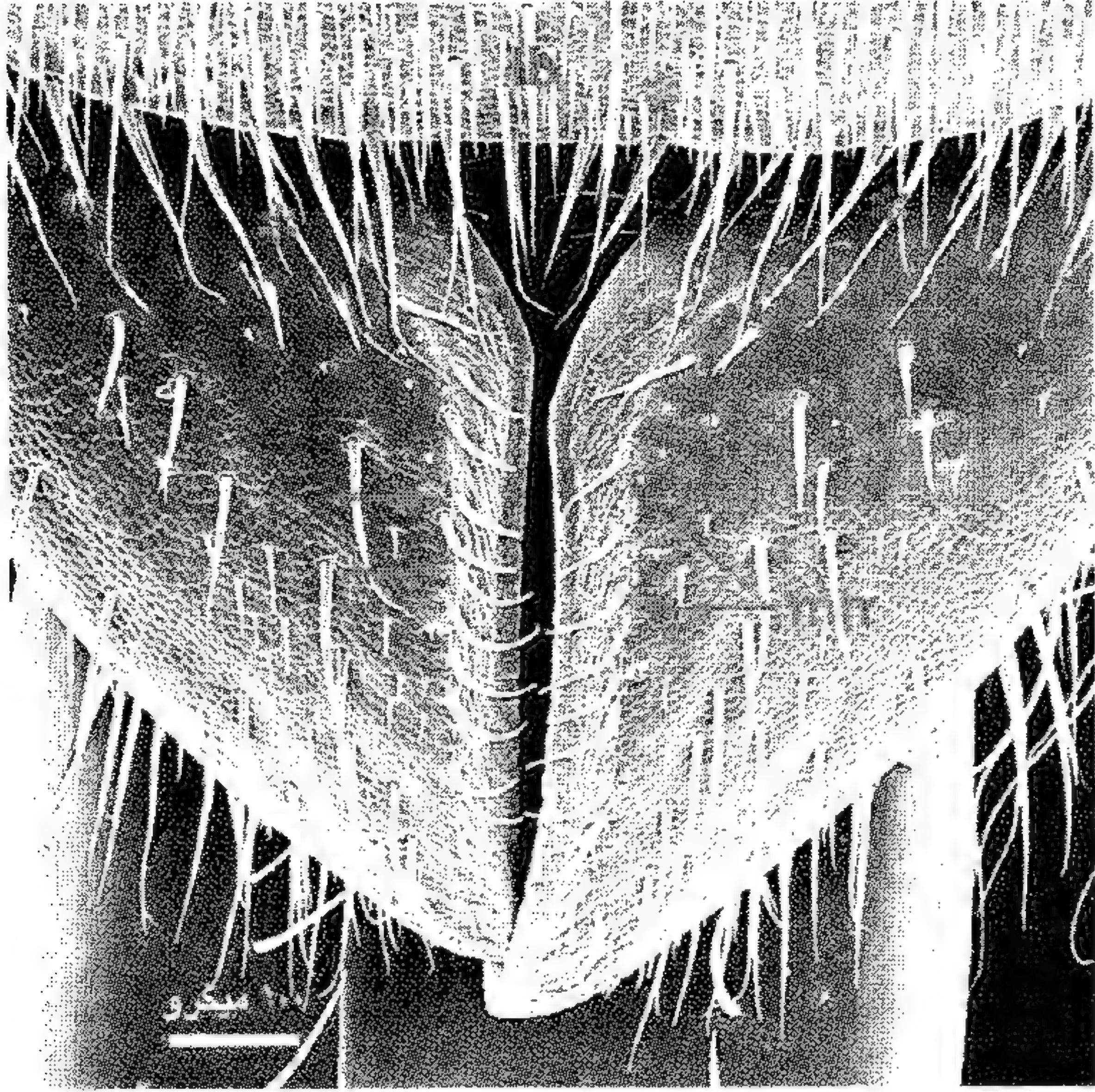
تقع قواعد أجزاء الفم في تجويف يسمى التجويف قبل الفمي Preoral cavity الذي يشكل كيساً حيث يوجد فيه الطعام في بداية ابتلاعه، كما يوجد فيه الإفرازات المتجمعة من غدد الرأس والصدر (الشكل رقم ٣, ٥). ينقسم هذا الكيس الى الكيس الأمامي وكيس آخر أصغر منه خلفي تفرز فيه محتويات الغدد اللعابية من وسط الزائدة اللسانية. وتشكل فتحة التجويف قبل الفمي الفم من الناحية الوظيفية، حيث يوجد الغذاء فيه ويمر لأعلى في المنطقة الظهرية للتجويف قبل الفمي والتي تسمى القبة Cibarium (الشكل رقم ٣, ٥). وتشكل العضلات الموجودة في جدر هذا التجويف مضخة ماصة تساعد على رفع السائل لأعلى في القناة الهضمية. كما يوجد أيضا خمسة أزواج من العضلات الطويلة الموسعة والتي تمتد بين جدار القبة ومقدم علبة الرأس، وتعمل هذه العضلات على تمدد وتوسيع التجويف، وتصب السائل في القبة، بينما تضغط حزم عضلة مستعرضة وتعصر التجويف لتدفع الغذاء لأعلى في البلعوم Pharynx العريض العضلي. وتجدر الإشارة إلى أن الفم الحقيقي يقع عند قمة الكيس القبي، حيث يستمر الكيس غالباً حتى يصل في البلعوم. ويلاحظ أن الأنبوبة البلعومية قابلة للانقباض بقوة لتساعد على نقل الغذاء إلى المريء oesophagus الضيق، والذي يقود بدوره إلى تركيب واسع يسمى كيس العسل Honey sac أو معدة العسل [٢].

ثانيا: دور أجزاء الفم كل على حدة
The role of the individual mouthparts

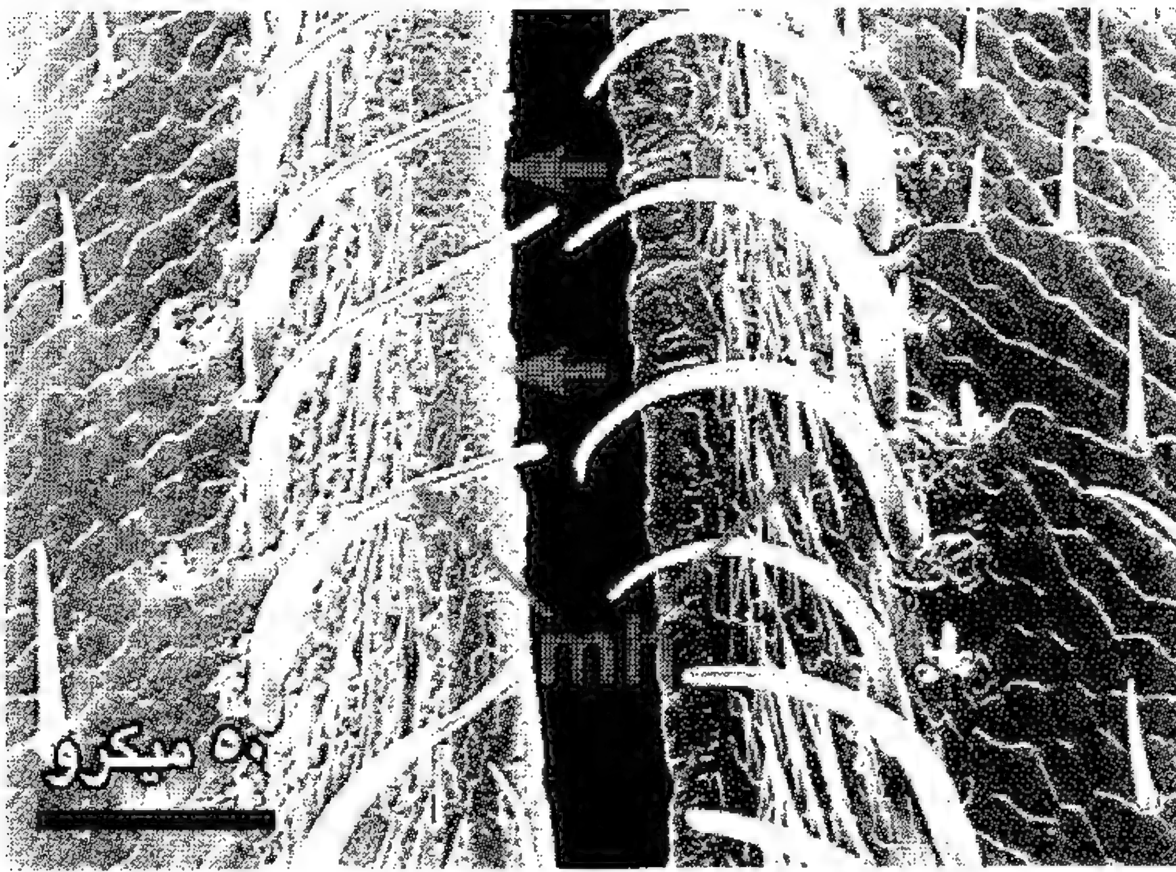
الشفة العليا هي عبارة ن جزء جليدي مستعرض يتمفصل مع الدرقة Clypeus على مقدم علبة الرأس ويغطي قاعدتي الفكين العلويين (الشكلين ٢, ٥ ؛ ٤, ٥). تغطي الشفة العليا بشعيرات جليدية ذات أطوال مختلفة بعضها له تغذية عصبية (شعيرات حسية)؛ بمعنى أن كل منها مدعم بخلية عصبية أو أكثر وتعمل كمستقبلات حسية، أما الشعيرات الطويلة ذات القواعد المتجمعة فى تجاويف وخاصة تلك التى تتدلى أعلى الفكوك العليا فانها تعمل كمستقبلات آلية حيث تسجل كل من تلامس الشفة العليا والحركة النسبية للشفة العليا و الفكوك العليا. وتوجد القنطرة الوسطى على السطح الداخلي للشفة العليا وتسمى فوق اللسان Epipharynx، ولهذه القنطرة وسادة ناعمة على كلا الجانبين مغطاة بمستقبلات حسية غير معروف وظيفتها (الشكلين رقمي ٣, ٥ ؛ ٣٢, ٥). عندما يمتد الخرطوم للامام في وضع العمل فإن منطقة فوق البلعوم تصبح في وضع محكم قبالته، وبالتالي يغلق مقدم الخرطوم من قاعدته، الأمر الذي يؤدي إلى امتصاص السائل لأعلى داخل تجويف الفم بدون تسرب أو ارتشاح خارج هذا التجويف.

يتدلى زوج من الفكوك العليا القوية من الأمام بالنسبة لعلبة الرأس عند الحافة الجانبية للدرقة ومن الخلف إلى الصفيحة الجانبية أو الخد Gena (الشكلين رقمي ٥,٢ ؛ ٥,٤). جليد الحشرة عبارة عن تركيب متعدد الجوانب يتكون في المقام الاول من معقد عديد التسكر يطلق عليه الكيتين Chitin الذي يندمج مع البروتين. ويمكن أن يكون الجليد رقيقاً ومرناً كما في الاغشية الموجودة بين عقل البطن أو قوياً وصلباً كما في علبة الرأس وخاصة الفكوك العليا [٣]. وتأتي زيادة قوة الجليد من ارتباط السلاسل الطويلة للكيتين مع بعضها والتي توجد متاخمة بعضها البعض، ولكن توجد قوة إضافية للجليد تأتي نتيجة عملية تعرف بالدبغ Tanning أو التصلب Sclerotization والتي فيها تصبح البروتينات الموجودة في الجليد مرتبطة مع بعضها البعض تصالبياً بقوة. وهنا فإن الفكوك العليا تكون متصلبة بقوة. وعلى عكس الفكوك في الإنسان، تعمل الفكوك في الحشرة بطريقة مستعرضة، ويتم سحبها على حدة عن طريق عضلات كبيرة تسمى العضلات المبعدة Abductor muscles التي تمتد قواعدها الخارجية والجدار الجانبي لعلبة الرأس، ويتم جذبها مع بعضها بواسطة عضلات متساوية في القوى تسمى العضلات المقربة Adductor muscles التي ترتبط بالقاعدة الداخلية للفكوك العليا وقمة وخلف الرأس. توجد المستقبلات الحسية التي تسجل الاجهادات والتوترات في الجليد (أعضاء الحس ذات القبوة) عند القاعدة الداخلية للفكوك العليا وتنظم حركاتها [٥].

تكون السطوح المقابلة للفكوك العليا ذات قمم، ويوجد تداخل بسيط عند قاعدتها، لذلك فإن أحد الفكوك يمكن أن ينزلق داخل الآخر تماماً (الشكل رقم ٥,٤). وبالرغم من أن الفكوك العليا شديدة التصلب، فإن سطوحها المقابلة تصبح بالية في النحل كبير السن (الشكل رقم ٥,٥). تحد القمم بشعيرات لها تجاويف تنثني تجاه الفك المقابل. وتتغذى هذه الشعيرات عصبياً بواسطة خلية عصبية واحدة. ويعتقد أن هذه الشعيرات هي مستقبلات ميكانيكية تسجل الملامسة بين الفكين العلويين [٤]. ويوجد ايضا شعيرات طويلة تعمل كمستقبلات ميكانيكية على السطوح الأمامية والجانبية للفكين العلويين والتي تقوم بتسجيل التلامس بين الفكين والسطوح الاخرى. بجانب القمم الوسطى، توجد أعضاء حس مخروطية صغيرة Basiceonic sensillae تتغذى عصبياً بواسطة عصب واحد (الشكل رقم ٥,٥). وتوجد ايضا أعداد من شعيرات جليدية دقيقة أخرى منتشرة على سطح الفكين العلويين. ويظهر السطح الداخلي للفك العلوي مقعراً قليلاً وعلى هيئة ملعقة عند النهاية الخارجية (الشكل رقم ٥,٦). كما يوجد عدد من القباب الصغيرة على السطح الداخلي للحافة القاطعة (الشكل رقم ٥,٧). وقد تكون هذه القباب أعضاء حس ذات القبوة، وهي مستقبلات



الشكل رقم (٥,٤). السطح القاطع من الفك العلوي ويلاحظ أن الشكل المقابل ينزلق على السطح المواجه. يعتقد أن شعيرات المستقبلات الميكانيكية (mh) تسجل حركة السطوح القاطعة بالنسبة لبعضها البعض. قد يكون لبعض الشعيرات الأخرى الطويلة (ذات النقر القاعدية على سطح الفك العلوي) وظيفة استقبال ميكانيكي، كما في حالة الشعيرات الموجودة على الشفة العليا (lb) وتعمل على رفع الفكين العلويين (النجوم) توجد أوتاد حسية صغيرة أو أعضاء الحس المخروطية على طول جانب كل سلسلة (الأسهم).



الشكل رقم (٥,٥). الحافة القاطعة للفك العلوي يمكن أن تصبح تالفة بوضوح في النحل المتقدم في السن (الأسهم). تغذي الشعيرات (mh) التي ترفع السطوح القاطعة المقابلة عصبيا بواسطة خلية عصبية واحدة من القاعدة وبالتالي فإنه من المعتقد أن وظيفتها مستقبلة ميكانيكية. لاحظ وجود أعضاء الحس المخروطية (bs).

حسية يتم تنبيهها بالاجهادات الواقعة على الجليد. فإذا كان الأمر كذلك فإنها قد تكون قادرة على تنظيم القوة المبذولة عند الحافة القاطعة للفك (لمعرفة تفاصيل كيفية أداء أعضاء الحس ذات القبوة لعملها انظر الفصل السابع).

تسير قناة ذات حواف مهدبة بشعيرات على طول الخط الوسطى من قاعدة الفك العلوي إلى داخل المساحة ذات الشكل الملعقي. وتفتح غدة الفك العلوي Mandibular gland (التي تقع أعلى الفك العلوي مباشرة ناحية علبة الرأس) في الغشاء الموجود عند قاعدة الفك (انظر الفصل التاسع شكل رقم ٩,١٣)، ويتدفق إفرازها خلال القناة على المنطقة ذات الشكل الملعقي. ويلاحظ أنه في الفترة المبكرة من حياة الشغالة، عندما تقوم برعاية الحضنة، تقوم غدد الفكوك العليا بإنتاج غذاء الحضنة. وتبلغ هذه الغدد أقصى حجم لها في الشغالات البالغة عمر ٥-١٥ يوميا. تضع النحلة رأسها داخل العين السداسية لليرقة بهدف إجراء عملية استكشاف لمدة ٢-٢٠ ثانية، فإذا كان المطلوب هو إجراء عملية تغذية لليرقة، تقوم الشغالة بتباعد كلا فكيها وتخلط إفراز الفكين العلويين مع إفراز الغدد تحت البلعومية لتكون غذاء الحضنة الذي ينطلق خارج الفم ويوضع على جانب أو قاع العين السداسية. وعندما تغير الشغالات وظيفتها لتصبح للحراسة أو السروح، فإن وظيفة غدد الفكوك العليا تتغير أيضا حيث تنتج الفرمون التحذيري المنبه للخطر Alarm phromone الذى يسمى ٢ - هبتانون (Heptanone -٢).

تلعب الفكوك العليا دوراً في تشييد القرص وتغطية العيون السداسية. تفرز رقائق شمعية من غدد الشمع الأربعة البطنية فى الشغالة، وتزال من مكان إفرازها بواسطة الرباط الرسغي المتطاول للرجل الخلفية للشغالة، وتمر هذه الرقائق للأمام إلى أن تصل إلى الأرجل الأمامية ومنها الى الفكوك العليا، حيث يتم ترطيب الشمع باللعاب، ثم تقوم الفكوك العليا بمساعدة الأرجل الأمامية بعجن الشمع إلى أن يصبح قابلا للتشكيل على الهيئة التي يريدها النحل (انظر الفصل الثامن).

تجمع الشغالات الراتينجات النباتية (صمغ النحل أو البروبوليس) لسد الشقوق والثقوب في العش، ولتقوية قواعد القرص ولطلاء الجدر الداخلية للخلية.



الشكل رقم (٥,٦). الحافة الداخلية للفك العلوي تكون مقعرة قليلا وتشبه الملعقة من النهاية السفلية. يمر إفراز الفكوك العليا على طول تجويف ضحل (gr) في قناة (ch) محاطة بالشعيرات التي تعبر المنطقة وتشبه الملعقة.توجد أعضاء حس كيميائية عند مدخل القناة (انظر أيضا الشكل رقم ٥,٢٧ ب).



الشكل رقم (٥,٧). عدد من القباب الصغيرة جدا (الأسهم) يمكن رؤيتها على الجليد على طول الحافة الداخلية للفك العلوي (المكان المشار إليه بالنجوم على الشكل رقم ٥,٦). وقد تكون هذه التراكيب أعضاء حس ذات قبوة الحساسة لأي ضغوط يمكن أن تقع على الجليد. وقد سجلت هذه أعضاء الحس على الفكوك العليا لبعض أنواع الحشرات ولكن مزيد من الأبحاث يجب أن تجرى على نحلة العسل.

وتتم هذه العمليات باستخدام الفكوك العليا للنحلة. عند جمع صمغ النحل، تقوم النحلة بقضم أجزاء من الراتينجات اللاصقة من البراعم النباتية بفكيها العلويين. وقد تقوم النحلة بمعالجة هذه الراتينجات بفكيها قبل أن تأخذها بأرجلها الأمامية وتمررها للخلف إلى احدى أرجلها الوسطى، ثم تحفظها في سلة حبوب اللقاح Corbicula الموجودة بالرجل الخلفية لنفس الجانب الذي استعملت الرجل الوسطى له [٧]. عند العودة إلى الخلية، يقف النحل الجامع لصمغ النحل على باب الخلية بجوار النحل الحارس وتقوم مجموعة اخرى من النحل بنزع كريات البروبوليس من سلال حبوب اللقاح للنحل الجامع. وقد يستغرق ذلك بعض الوقت إلى أن يخلى النحل الجامع، سلال حبوب اللقاح به من كريات البروبوليس. وتجدر الإشارة إلى أنه لا يتم تخزين البروبوليس بكميات كبيرة، ولكن توجد بصفة عرضية في بعض العيون السداسية الخالية من الحضنة أو العسل أو حبوب اللقاح. وعند الحاجة، تأخذ النحلة قطعة من البروبوليس وتوجهها ناحية المكان المراد سد الشق أو الثقب فيه أو تلميعه داخل الخلية وإجراء المطلوب مباشرةً، بينما تقوم مجموعة اخرى من النحل بفصل جزيئات صغيرة من البروبوليس بفكوكها العليا ثم تجمع بعض هذه الجزيئات خلف هذه الفكوك إلى أن تشكل كرة صغيرة، ثم تضغطها بقوة ضد السطح المراد لحامه أو سده بطبقة من البروبوليس وذلك بحركات ضاغطة من جانب إلى آخر من جانبي الرأس والفكين العلويين بهدف لحام أو سد الشق أو الثقب. ثم يتم تنعيم السطح الذي تم إصلاحه عن طريق قضم البروبوليس الزائد. وقد يخلط بعض من شمع النحل مع البروبوليس ليجعل الأخير أكثر ليونة وقابل للانطواء [٦].

تستعمل الفكوك العليا أيضا في معالجة حبوب اللقاح داخل الخلية، ولا يحدث ذلك أثناء بداية جمعها من الأزهار. وتزال حبوب اللقاح من العيون السداسية التي خزنت فيها كطعام لكي يستهلكها النحل ويتم تغذية بها اليرقات عليها. وبالرغم من أن الفكين العلويين يُمررا حبوب اللقاح داخل الفم فإنهما لا يستخدما عادة في تقطيع وطحن هذه الحبوب، وهي العملية التي يجب ان تحدث خلال عملية الهضم.

تعتبر الفكوك العليا ضرورية لأداء الواجبات الداخلية العامة في الخلية، وعند تنظيف العيون السداسية وتنعيمها، وعند إلقاء الفضلات والأفراد الميتة من داخل الخلية إلى الخارج. كما يمكن استعمال الفكوك العليا أيضا في السلوك الدفاعي للنحل الحارس أو لأفراد النحل الأخرى في الطائفة. ويتضمن هذا السلوك إطلاق فرمون الفكوك العليا التحذيري لتجنيد الشغالات الأخرى، وطرد النحل السارق، والقرض بالفكوك العليا وانتزاع الشعيرات في حالات معينة. كما توجد مجموعة من النحل التي تستعمل فكوكها العليا في القبض على حشرات أخرى ومصارعتها عندما تحاول الأخيرة سرقة الخلية، وفي





الشكل رقم (٨,٥). (أ) الفك العلوي (md) لملكة نحل العسل مغطى بشعيرات طويلة وكثيفة باستثناء الحواف المقابلة.

(ب) لكل فك علوي طرف مستدق مفرد وكبير (cus) على حافته القاطعة. توجد أعداد قليلة من أوتاد صغيرة جدا موزعة على كل فك علوي (السهم) واحتمال أنها تشابه أعضاء الحس المخروطية الموجودة على الفك العلوي للشغالة.

النهاية تتغلب عليها بالقوة وتطردها.

تتماثل الفكوك العليا في الملكة مع تلك التي توجد في الشغالة بالرغم من أن السطوح المقابلة تحمل زائدة واحدة تشبه السن أو الطرف المستدق (الشكل رقم ٨, ٥). ويحمل السطح الخارجي شعيرات أطول من تلك الموجودة في الشغالة وأكثر عددا. وينقص السطح الداخلي التجويف المهدب الذي يمر من فتحة غدة الفكوك العليا. وتبدو هذه الغدة نامية تماماً بدرجة جيدة في الملكة، وتعتبر مصدر نوعين من الأحماض: حمض ٩-أوكسي-(هـ)-٢-ديسينويك [٩-E] - oxy -٢- decenoic acid واختصاره [٩-HAD]، وحمض ٩ -هيدروكسي-(هـ)-٢-ديسينويك (E) -٢- hydroxy[decenoic acid--٩] واختصاره[٩-HAD] وكلاهما يكونان فرمونات الملكة الرئيسية (الفصل الثامن). ويتضمن كلا الحامضين تمييزبعض نواحي نشاط الملكة؛ وتثبيط تربية الملكات وتثبيط عملية التطريد، ومنع نمو وتطور المبايض في الشغالات، وانجذاب الذكور للملكة لإجراء عملية التزاوج [٧]. وعندما يحدث التطريد يعتبر هذان الحمضان مسؤولين عن انجذاب الشغالات للملكة، وعن تنبيه إفراز فرمون ناسونوف، وعن استقرار النحل بعد التطريد. وقد أظهر تحليل غدد الفكوك العليا وجود كميات قليلة من مركبات أخرى كثيرة ولكن من غير المعروف الدور الذى يمكن أن تؤديه هذه المركبات في تنظيم حياة الطائفة.

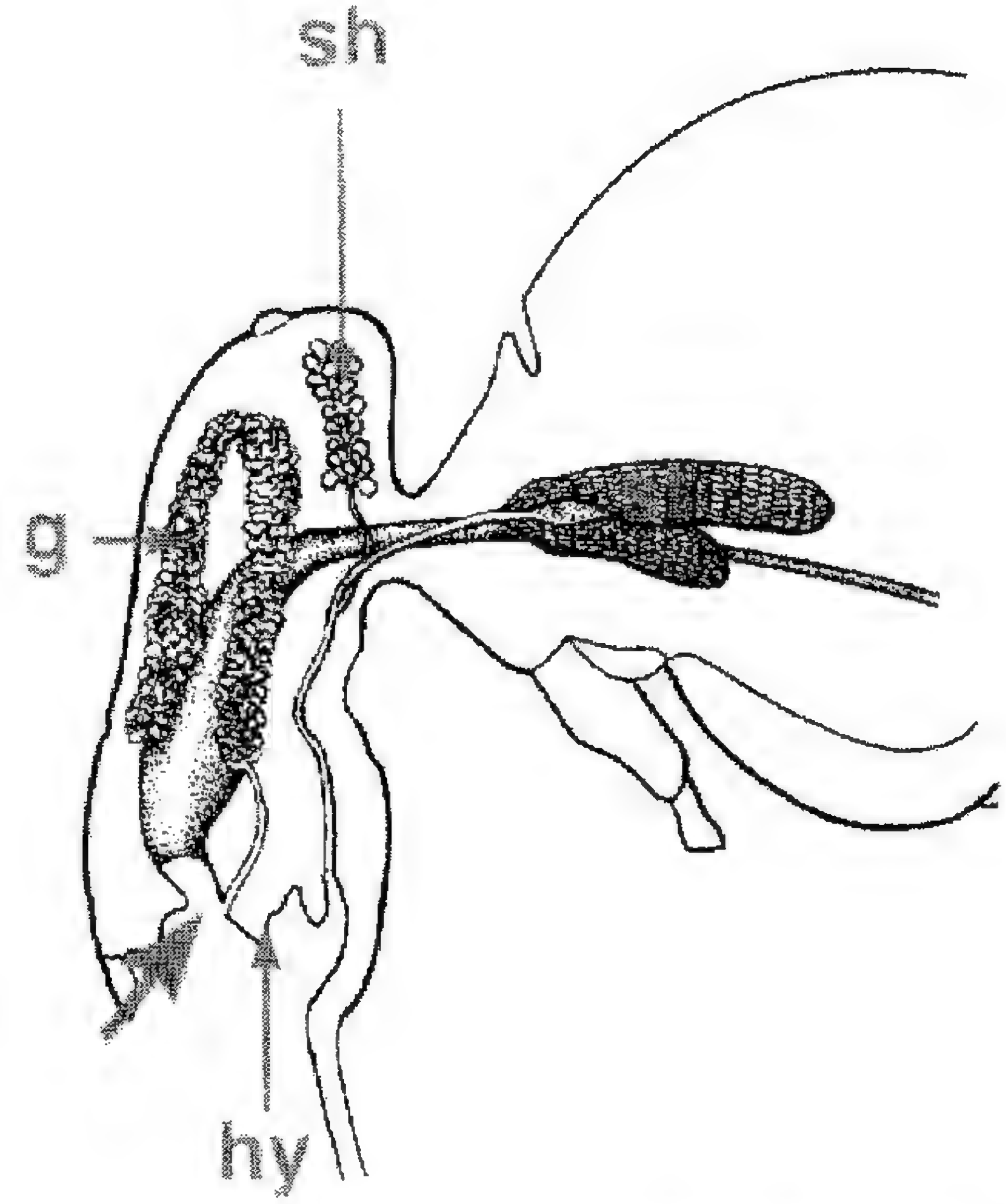
يظهر الفك العلوي للذكر أصغر وأضيق من نظيره في الشغالات والملكة. ويغطى السطح الخارجي منه بشعيرات كثيرة وطويلة (الشكلين رقمي ٩, ٥ ؛ ١, ٢) مع وجود شعيرات حسية أقل. وتغطى الرأس عموما بشعيرات طويلة ودقيقة بعضها يشبه الريش؛ أي له امتدادات جانبية صغيرة. وتبدو غدد الفكوك العليا صغيرة ولكن توجد بعض الدلائل التي تشير إلى أن هذه الغدد تقوم بتخليق فرمون خلال التسعة أيام الأولى من حياة الحشرة الكاملة، حيث يخزن ويستعمل أثناء عملية التزاوج. وهذا الفرمون إما أن يجذب ذكور أخرى إلى مكان التزاوج أو يجذب الملكات والاحتمال الأخير هو الأكثر قبولاً [٢]، [٧].

تقع الزائدة اللسانية الوسطية خلف الفكوك العليا وتشكل أرضية القبة Cibarium. وتبدو الغدد تحت البلعومية المزدوجة Hypopharyngeal glands طويلة جداً وذات تراكيب ضيقة وتشكل عقدة على



الشكل رقم (٩, ٥). (أ) الفك العلوي للذكر (md) أصغر من نظيره في الشغالة والملكة. يحمل السطح الخارجي للفك العلوي شعيرات طويلة وريشية الشكل (plmh) كما هو الحال في معظم علبة الرأس. الخرطوم قصير والجاليا يمكن رؤيتها تحت الفكوك العليا (ga).

(ب) يحمل الفك العلوي سنة قمية صغيرة (apt) ويوجد صف من أعضاء الحس المخروطية الصغيرة (bs) على كل فك علوي وخصلة من الشعيرات الصغيرة جدا والتي من الممكن أن تكون من نوع المستقبلات الميكانيكية (السهم).



الشكل رقم (٥,١٠). قطاع طولي خلال علبة رأس شغالة نحل العسل لبيان وضع الغدد تحت البلعومية (hyg) وبالصدر(st). تفتح الغدتان الأخيرتان في فتحة تعمل كمضخة كابسة (انظر المتن). تفتح الغدد تحت البلعومية على الناحية الامامية لمنطقة تحت البلعوم (hy). يوضح السهم وضع المستقبلات تحت البلعومية.

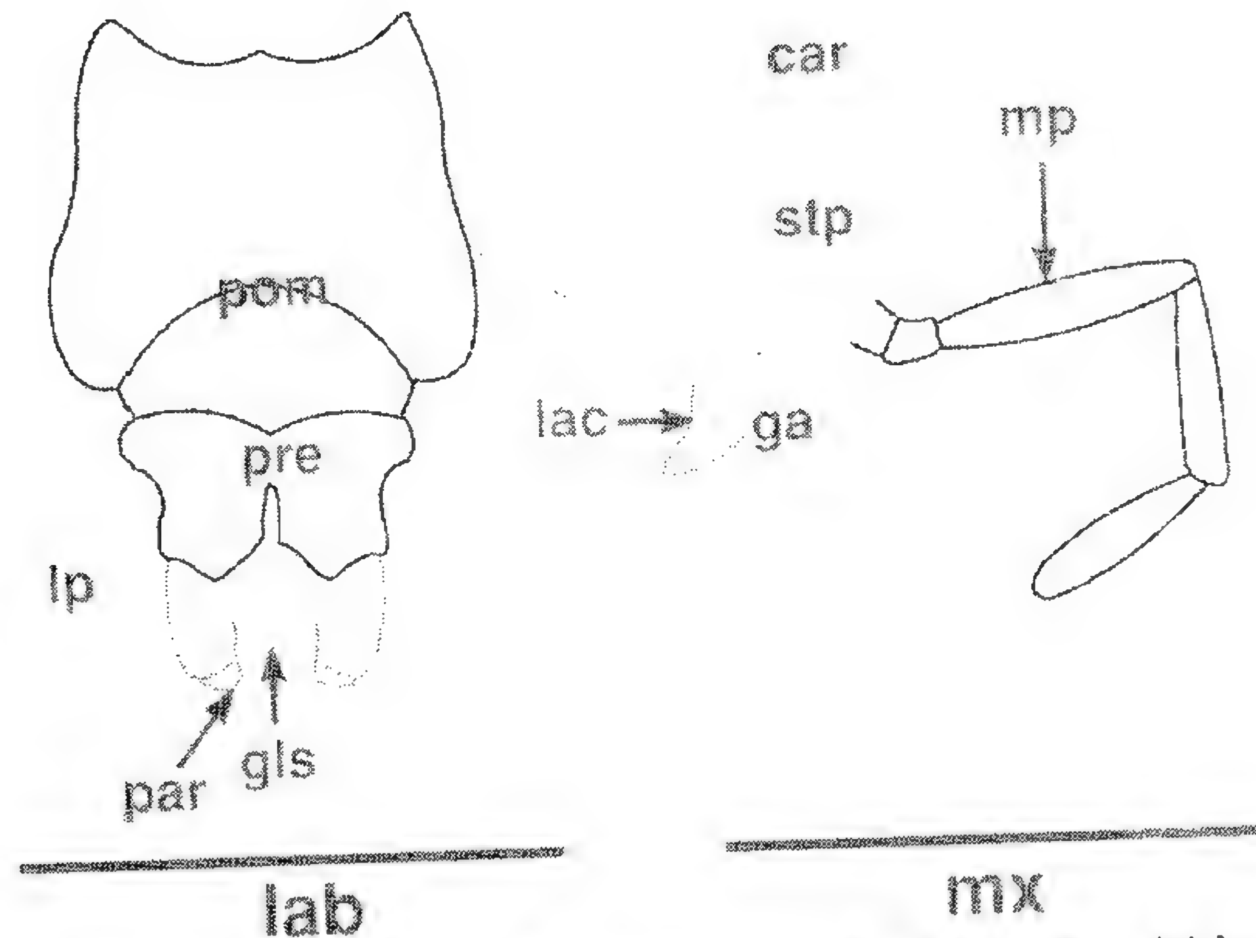
جانبي الرأس، كل منهما تفتح بفتحة مستقلة خلال جرابين على الناحية الأمامية للزائدة اللسانية (الشكل رقم ٥,١٠). وتعتبر إفرازات الغدد تحت البلعومية مع إفرازات غدد الفكوك العليا غذاء اليرقات النامية، وكما هو الحال في غدد الفكك العليا، تنمو الغدد تحت البلعومية بدرجة جيدة في الشغالات حديثة العمر (الشغالات الحاضنة المسؤولة عن رعاية اليرقات). تبدو الغدد نامية بدرجة جيدة عندما يبلغ عمر الشغالات ثلاثة أيام، ويصل نشاط رعاية الحضنة إلى اقصاه عندما يبلغ عمر الشغالة ما بين ٦ إلى١٦ يوما. اما في الشغالات المسنة فإن هذه الغدد تصبح أقل حجما بالرغم من استمرارها في إفراز أنزيمات الانفرتاز، وجلوكوز أوكسيداز ،ودياستاز و انزيمات أخرى ضرورية لتحويل الرحيق والندوة العسلية إلى عسل لأنها ذات تأثير وقائي حيث تعمل على قتل البكتريا وحماية العسل المخزن من الفعل الضار لهذه الكائنات الحية الدقيقة [٨]. ويلاحظ أن إضافة هذه المواد إلى غذاء اليرقات يساعد على حمايتها من الإصابة البكتيرية.

يقع خلف الفتحات الجانبية لقنوات الغدد تحت البلعومية رقعتان من أعضاء الحس المكونين من ٥٠-٦٠خلايا حسية خاصة بمستقبلات التذوق على الزائدة اللسانية حيث تكون في وضع يسمح لها بتمييز الطعام الذي دخل تجويف الفم قبل أن تبتلعه (انظر الشكل رقم ٥,٣٢ ب ، جـ).

يوجد زوجان من غدد يفتحان في كيس ضيق (الكيس اللعابي Salivarium) وراء الحافة الخلفية للزائدة اللسانية من خلال قناة مشتركة (الشكل رقم ٥,١٠). ويقع زوج من هذه الغدد (الغدد بعد المخية) قبالة الجدار الخلفي لعلبة الرأس. أما زوج الغدد الثاني (المتطور من غدد الحرير في اليرقة) فإنه يمتد للخلف خلال الصدر إلى البطن ويعرف باسم الغدد الصدرية Thoracic glands. وكلا الزوجان من الغدد معا يعرفان باسم الغدد الشفويةLabial glands أو الغدد اللعابية Salivary glands. ويعمل الكيس اللعابي كمضخة لقذف اللعاب [٢]. يتكون الجدار الأمامي للكيس اللعابي من الجدار الخلفي المرن للزائدة اللسانية. ويوجد زوج من العضلات الموسعة Dilator muscles يمتد من الجدار الأمامي للكيس اللعابي للجدار الخارجي للزائدة اللسانية، وهذه العضلات تعمل على ارتخاء الكيس اللعابي وتمتص إفرازات الغدد الشفوية من القناة اللعابية. اما الجدار الخلفي من الكيس اللعابي فهو صفيحة صلبة تنتمي إلى مقدم الذقن. ويعتقد أن الضغط على الكيس اللعابي يسببه انقباض العضلات التي تمر من حافة المضخة إلى النهاية القريبة لمقدم الذقن الشفوي [٢]، [٣٠]، لتطرد بالقوة اللعاب على قاعدة الخرطوم. وتقترح دراسة أخرى أجريت على هذا الموضوع أن الضغط على الكيس اللعابي يسببه ليونة الجدار الخلفي السميك بدلا من التأثير العضلي[٢٩]. وقد وصف مخرج الكيس اللعابي بطرق مختلفة ؛ إما بوجود صمام على قاعدة الخرطوم [٢٩]، أو بوجود الغشاء هلالي الشكل ذو الثقوب الدقيقة [٣٠]. وقد رسم الكيس اللعابي في (الأشكال رقم ٥,١٤ب؛ ٥,١٥ أ؛٥,١٦ب).

يستعمل اللعاب في الغالب في جميع الحيوانات في إذابة أو ترطيب الغذاء الصلب وتوصيله إلى مقدم القناة الهضمية. وفي كثير من الحالات تتم عملية هضم ابتدائية للغذاء بفعل الإنزيمات المضافة إلى اللعاب. وقد يلعب أيضا دوراً هاماً في عملية جمع الغذاء نفسه. وعادة ترجع الوظيفة المزدوجة للعاب إلى تركيب الغدد اللعابية التي قد تتكون من فصين يحتوي كل واحد على أنواع مختلفة من الخلايا، أو قد تتكون من مجموعتين من الغدد ،كما هو الحال في النحلة ،لتعكس الاحتياجات المتنوعة من اللعاب الغني

بالسوائل واللعاب الغني بالأنزيمات[٩]. ومن العجيب أنه في حالة النحلة، لا يعرف الدور التي تقوم به الغدد اللعابية في إنتاج العسل جيدا. وعموما يقوم اللعاب بإذابة المواد الغذائية الصلبة مثل السكريات أو الندوة العسلية، ويسهل انزلاق أي غذاء تم مضغه وتليينه، كما يستعمل في الاعتناء بالملكة وتنظيفها. ينتج زوجي الغدد أنواع مختلفة من الإفرازات، فالغدد الصدرية تفرز سائل عديم اللون ومائي وهو الذي يذيب السكريات، بينما تنتج الغدة بعد المخية إفراز زيتي لا تعرف وظيفته للآن. وقد ذكر معظم الباحثين ان مجموعات الإنزيمات التي توجد باللعاب يتم إضافتها للغذاء عن طريق الغدد تحت البلعومية وليس عن طريق الغدد اللعابية.



الشكل رقم (٥,١١). الشفة السفلى (lab) والفك السفلي (mx) من أجزاء الفم القارضة في الصرصور يتصلان بالفك السفلي من عقلة قاعدية هي الكاردو(car) الذي يتمفصل مع علبة الرأس، وصفيحة عريضة هي الساق (stp). يخرج فصان من الناحية البعيدة من الساق، الفص الخارجي يسمى الجاليا (ga) والفص الداخلي يسمى اللاسينيا(lac). يساعد هذان الفصان في التحكم في الغذاء ودفعه في تجويف الفم. يخرج ملمس متحرك من الساق يسمى الملمس الفكي (mp) ويحمل مستقبلات حسية تشبه الشفة السفلى فكين سفليين ملتحمين. المنطقة القاعدية منها تشبه زوج من الكاردو الملتحمين ويطلق عليها مؤخر الذقن (pre) وهو يشبه ساقين من الفك السفلي ملتحمين. يتصل بمقدم الذقن أربعة فصوص، زوج داخلي يطلق عليه الباراجلوسا (جار اللسين) (par) وزوج خارجي يطلق عليهما الجلوسا (اللسين) (gls)، كما يوجد زوج من الملامس الشفوية (lp).

ثالثاً : التغذية على السوائل
Feeding on liquids

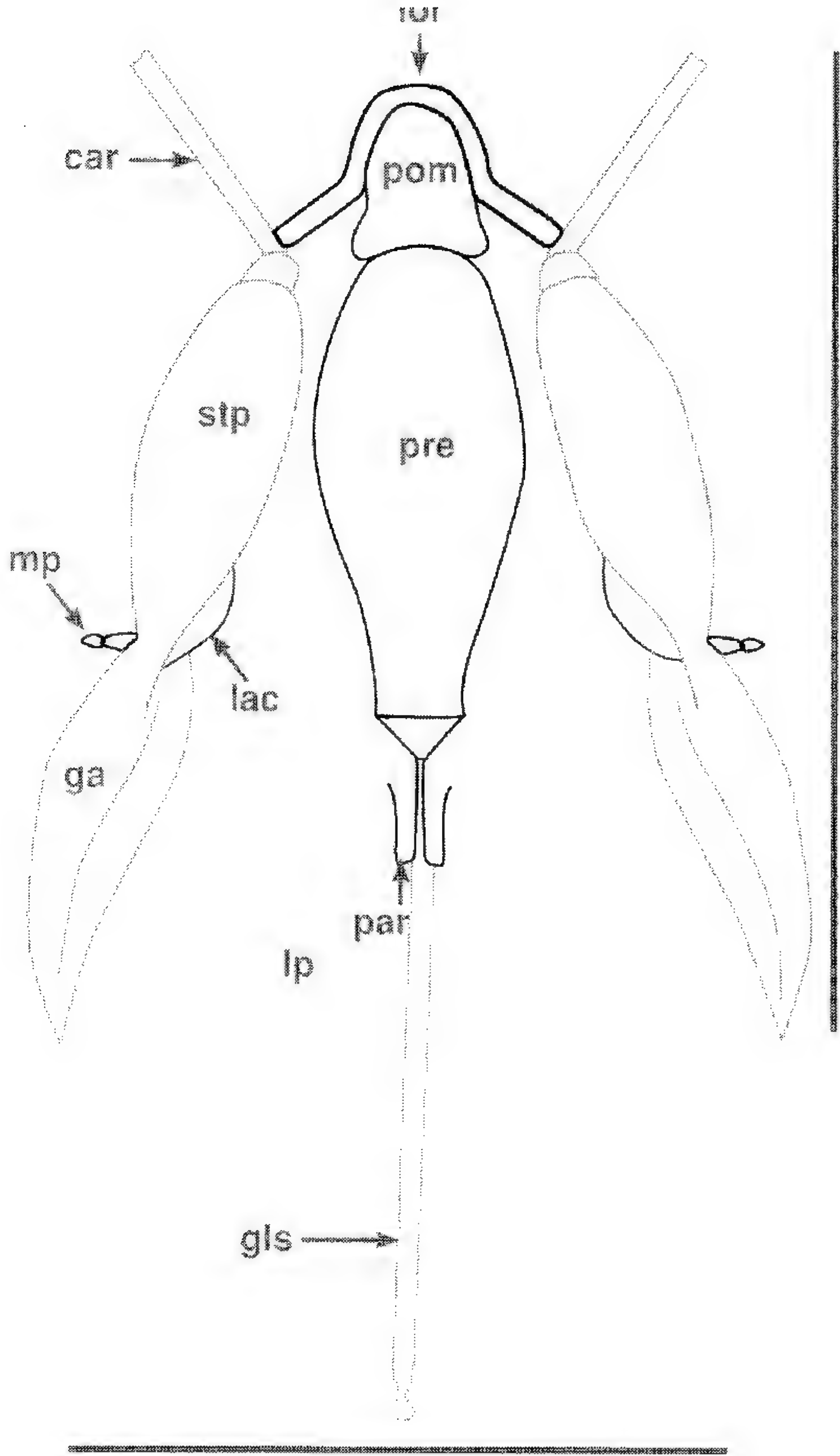
في النحلة يلعق الغذاء السائل بالخرطوم المتكون من زوج الفكوك السفلى التي توجد خلف الفكوك العليا وخلف الشفة السفلى. ومن السهولة تفهم كيف تؤدي أجزاء الفم وظيفتها في النحلة إذا عرفنا تركيب هذه الأجزاء في حشرة بدائية تقرض وتمضغ غذائها (الشكل رقم ٥,١١). ففي الصرصور، على سبيل المثال، يتكون كل فك سفلي من قسم سفلي ؛ الوصلة أوالكاردو Cardo الذي يتصل بعلبة الرأس وصفيحة عريضة مفلطحة تسمى الساق Stipes والتي يخرج منها فصين، الداخلي ويسمى الشرشرة أو اللاسينيا Lacinia والجانبي ويسمى الجاليا Galea. هذا بالإضافة إلى وجود ملمس خارجي مقسم إلى عقل. فاللاسينيا تمسك بالغذاء بينما تقوم الفكوك العليا بتقطيعه ومضغه، وتساعد الجاليا والملمس في دفع الغذاء داخل الفم. يحمل فص الجاليا والملمس الخارجي شعيرات حسية للإستقبال الميكانيكي ومستقبلات التذوق لإختبار الغذاء. وتتكون الشفة السفلى من اندماج زوج من الزوائد يماثل الفكين السفليين؛ فالمنطقة القاعدية (التي تماثل الكاردو والساق في الفك السفلي) تشكل صفيحة كبيرة مقسمة إلى مقدم الذقن وخلف الذقن. وتحمل المنطقة البعيدة فصوص تشابه تلك الموجودة على الفكوك السفلى، حيث يوجد زوج داخلي من الفصوص يسمى اللسين Glossae وزوج آخر خارجي من الفصوص يسمى جار اللسين Paraglossae، مع وجود زوج من الملامس الشفوية Labial palps الجانبية، يحملان مستقبلات حسية ميكانيكية وأخرى خاصة بالتذوق. وتشكل الشفة السفلى أرضية تجويف مقدم الفم Preoral cavity.

في النحلة، تستطيل فصوص اللسين بالشفة السفلى مكونة لسان مرن وعليه شعيرات يمكنه أن يمتد لأسفل داخل الزهرة ليصل إلى مكان الرحيق. ويبين اللسين قليل من مظاهر منشئة من الفصوص المزدوجة، متكونا من أنبوبة مجوفة تحتوي على قضيب طويل مرن، برغم أن جداره الخلفي مشقوق على هيئة تجويف عميق مغلق بواسطة أهداب كثيفة على هيئة شعيرات قصيرة. ويلاحظ أيضا إستطالة الجاليا (بالفكوك السفلية) والملامس الشفوية، و تمتد هذه التراكيب مع بعضها حول اللسين مكونة قناة أنبوبية للغذاء والذي من خلالها تتدفق السوائل في تجويف الفم (الشكلين رقمي ٥,١٢ ؛ ٥,١٨). وعندما تكون أجزاء الفم في وضع تناول الغذاء تشكل الجاليتان

والملمسان الشفويان واللسين معا الخرطوم. ويمكن للسين أن يمتد وراء الجاليا والملامس الشفوية لكي يصل إلى مكان تواجد الرحيق بالزهرة، حيث يتحرك هذا السائل داخل التجويف المغطى بالشعيرات بواسطة الخاصية الشعرية. بعد ذلك، يقصر اللسين ليحمل الرحيق في قناة الغذاء. وسوف يتم دراسة اللسين بالتفصيل فيما بعد. وتجدر الإشارة إلى أن فصوص اللاسينيا (بالفكوك السفلية) وجار اللسين (بالشفة السفلى) يكونا نختزلين، ولكنهما في النحلة لايزالا يلعبان دوراً في عملية التغذية.

على عكس كثير من الحشرات التي تتغذي على السوائل مثل البعوض أو المن، ليس للنحل أنبوبة غذائية مستديمة الغلق حول الفم، حيث يمكن للنحلة أن تستخدم فكوكها العليا لمعالجة المواد، وكذلك يجب أن تكون قادرة على فتح فمها وإخراج السوائل منه في عملية إرتجاع لتغذية الحضنة وتغذية الحشرات الكاملة الأخرى، ولكي تسمح للنحل السارح أيضا من إرتجاع الرحيق في أفواه النحل المستقبل داخل الخلية. وهنا يلاحظ أن الخرطوم يصبح في غير موضعه عند قيام النحل بهذه النشاطات. ويتم ذلك بثني الجاليا والملامس الشفوية واللسين للخلف قبالة قواعد الفكوك السفلى والشفة السفلى (الشكلين رقمي ١٣ , ٥ أ؛ ١٤ , ٥ أ، ب) حيث يتم سحبهم في تجويف على السطح السفلي لعلبة الرأس. وعندعدم حدوث عملية التغذية، فإن الخرطوم المنثني يحفظ في وضع معين، حيث يشتبك مع الشفة العليا بحيث تكون الفكوك العليا تحته (الشكل رقم ١٣ , ٥ أ). وعندما يعاد الخرطوم إلى الوضع الذي عنده يبدأ في التغذية على السوائل، تتم العملية العكسية، حيث يجب أن تمتد قواعد الفكوك العليا والشفة السفلى من تجويفها، كما تمتد الجاليا والملامس الشفوية واللسين للأمام. كما يجب أن يكون مقدم الخرطوم مرفوعا ليقفل الفم وتكون الجاليا والملامس الشفوية محمولين معا حول اللسين. بعد ذلك يحمل الخرطوم بقوة في مكانه بواسطة الفكوك العليا التي تتطابق سطوحها الداخلية على الضلع الأوسط للجاليا (الشكل رقم ١٧ , ٥).

تتحقق حركات الفكوك السفلى والشفة السفلى من أجزاء الفم اللازمة بواسطة خليط معقد من النشاط العضلي، بالإضافة إلى نشاط متحرك للدم [٣٠]، [٣١]، وليونة الجليد. وتتحقق إستطالة وإنكماش قواعد الفكوك السفلى والشفة السفلى بواسطة النشاط العضلي، أما عملية الإستطالة فتكون عن طريق نشاط العضلات التي تعمل على الساق والكاردو لكل فك سفلي، في حين تكون عملية إنكماش بواسطة العضلات

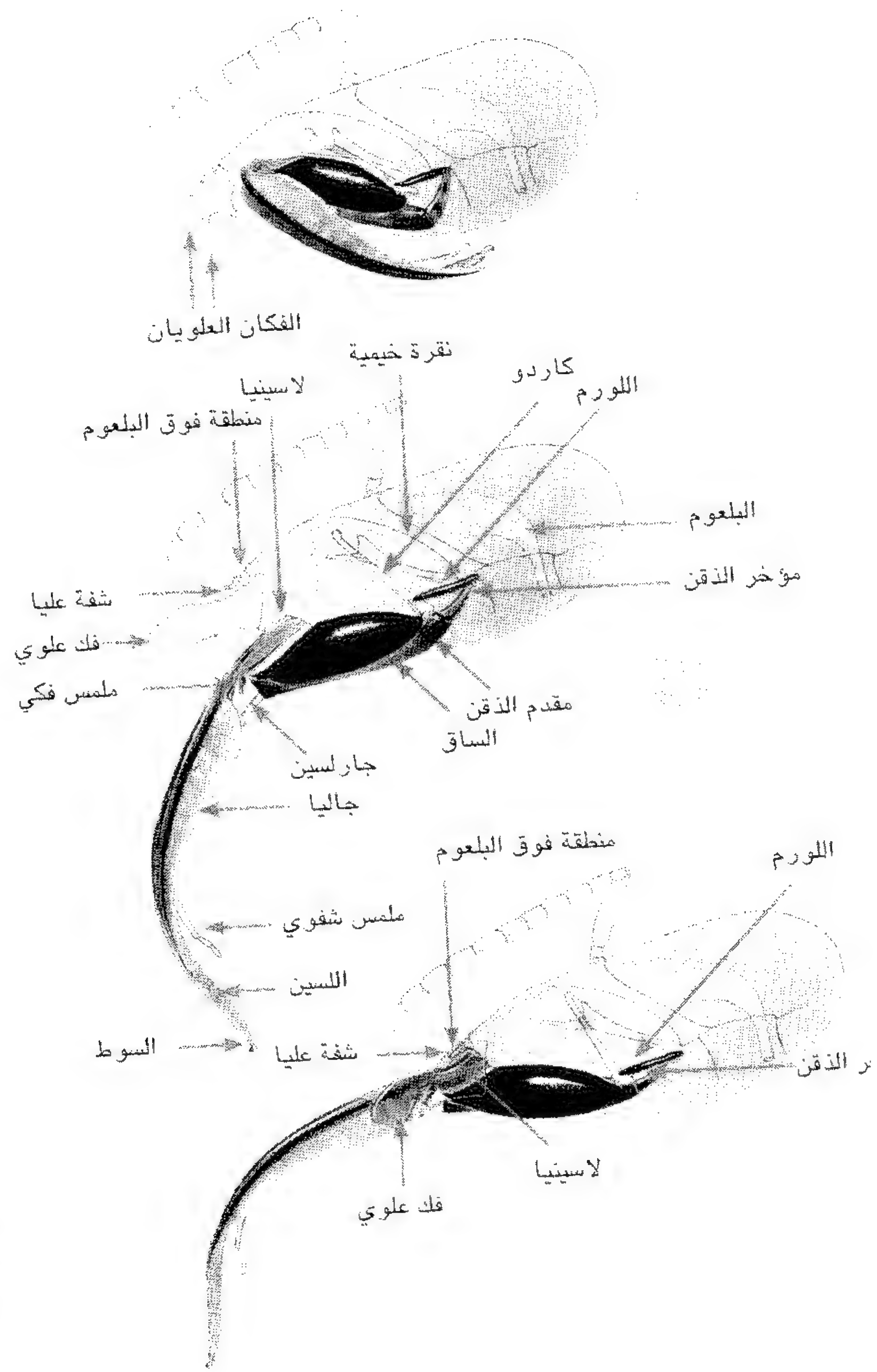


الشكل رقم (١٢ , ٥). منظر للسطح الخلفي لفكان سفليان (mx) والشفة السفلى (lab) لشغالة نحل العسل. يظهر الكاردو في الفك السفلي طويلا ويشبه القضيب ويتمفصل مع علبة الرأس. يظل الساق (stp) عريضا ويظهر على هيئة صفيحة مفلطحة ولكن أحد فصيه (الفص الخارجي المسمى الجاليا ga) يبدو متطاولاً، أما اللاسينيا الداخلية فتبدو مختزلة على هيئة فص غشائي. كما يظهر الملمس الفكي (mp) مختزلا جدا يلتحم الفكان السفليان مع الشفة السفلية مكونين اللورم (lor) الذي يظهر على شكل حرف (V) ويمتد حول قاعدة الشفة السفلية ويتمفصل من كلا جانبيه بالجزء البعيد من الكاردو. تتكون الشفة السفلى من مؤخر الذقن الذي يظهر على هيئة صفيحة مثلثة الشكل وصغيرة (pom)، وصفيحة عريضة هي مقدم الذقن (pre)، ويصبح الفصان الداخليان للشفة السفلى المسميان الجلوسا مندمجين ويمتدان مكونين اللسان. أما فصان البارجلوسا فقد أصبحا صغيرين (par) ويحيطان بقاعدة اللسان. كذلك يستطيل الملمسان الفكيان (lp) ويحيطان مع الجاليا باللسان ليكونوا جميعا قناة الغذاء عندما يؤدي الخرطوم عمله.

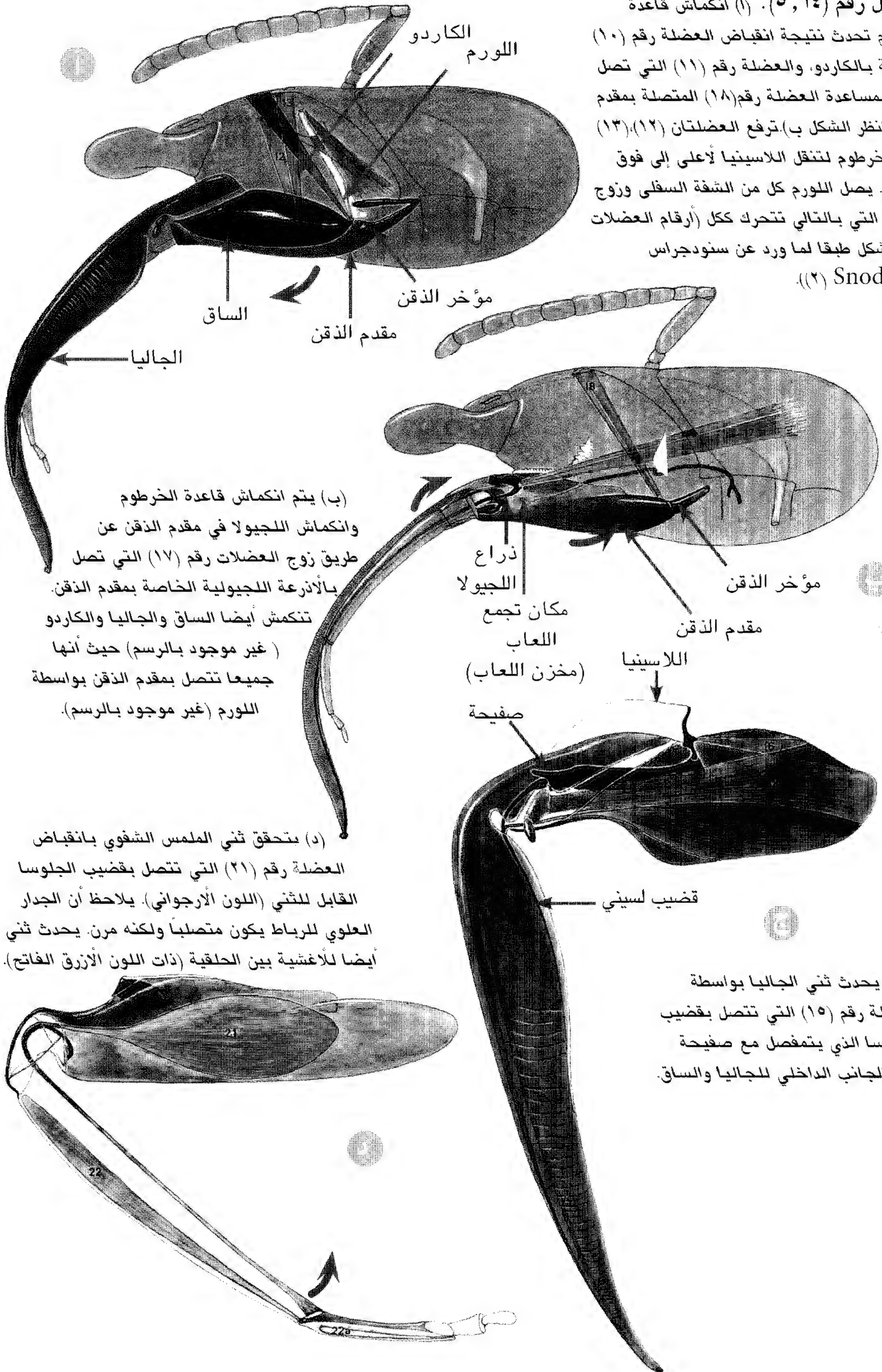
التي تحرك مقدم الذقن وخلف الذقن للشفة السفلى (الشكل رقم ١٤، ٥ أ، ب). ويلاحظ أن الفكوك السفلى هي التي تتمفصل فقط مع علبة الرأس، ولكن يتداخل مقدم ذقن الشفة السفلى مع الفك السفلي بواسطة اللورم Lorum، والأخير هو عبارة عن تركيب جليدي على هيئة حرف "V" ويمر حول قاعدة مؤخر الذقن بينما يلتحم مع ساق كل فك سفلي. ولذلك، فإن الفكين السفليين والشفة السفلى يتحركان معا كوحدة واحدة.

تتمفصل الفكوك السفلى مع علبة الرأس بواسطة غشاء البلورا الخاص بالكاردو Cardines، حيث يشكل كل كاردو قضيب ضيق في النحلة، ويتمفصل كل كاردو مع زائدة على الجدار الجانبي، وعليه تنغمس العضلة التي تمتد من جدار الرأس الداخلي (الأشكال رقم ١٠أ، ١٤، ٥). وهذه العضلة عندما تنقبض فإن الفك السفلي يدور من الناحية البطنية. ويستطيل كل فك سفلي بقوة أكثر بواسطة العضلات ١٣، ١٢، ١١، التي تنغمس على الساق، مع ملاحظة وجود بعض المساعدات عن طريق العضلة ١٨ التي تنغمس على مقدم الذقن (الشكل رقم ١٤، ٥ ب). ويلاحظ أن إنقباض هذه العضلات تؤدي إلى تفلطح الزاوية التي تشبه مرفق اليد والموجودة بين الكاردو والساق وتؤثر على إستطالة الساق على الكاردو، وتسبب إستطالة الفكوك السفلى حركة مقدم الذقن ومؤخر الذقن تلقائيا. تعمل المضخة الماصة في القبة على سحب السائل فقط لأعلى داخل تجويف الفم عندما يغلق الخرطوم بإحكام. وعندما تقوم العضلتان ١٣، ١٢ بإطالة الخرطوم فإنهما يرفعان أيضا مقدم الخرطوم حاملين فصي اللاسينيا الصغيرين لأعلى قبالة الزائدة اللسانية على الجانب السفلي من الشفة العليا (الشكل رقم ١٣، ٥ ج)، لذلك فإن منطقة اتصال أنبوبة المص مع الفم تكون مسدودة بإحكام.

يتم إنكماش مقدم الذقن وغشاء البلور الخاص بالساق Stipes في الحفرة بفعل زوج من العضلات الشفوية [١٧]، التي تمتد من علبة الرأس إلى زوج من الأذرع الجليدية (أذرع اللجيولا عند قاعدة اللسين وجار اللسين) (الشكل رقم ١٤، ٥ ب). هذه المنطقة (حيث ترتبط قاعدة اللسين وزوج فصوص جار اللسين الصغيرة مع مقدم الذقن)، تعرف باسم اللجيولا وتدعم بأذرع اللجيولا على السطح الأمامي وصفيحة جليدية (صفيحة اللجيولا) على السطح الخلفي. يسبب إنقباض العضلة [١٧] إنكماش قاعدة مقدم الذقن في



الشكل رقم (١٣، ٥). علبة رأس شغالة نحل العسل من الناحية الجانبية ويظهر الخرطوم (أ) منكمشا ومثنيا (ب) متمددا جزئيا (ج) متمددا تماما في وضع التغذية. عندما يكون الخرطوم مثنيا، يقع الفكان العلويان لأسفل، وعندما يكون متمددا تماما في وضع التغذية تصبح قاعدته في المكان المحدد بواسطة الفكين العلويين اللذين يصبح سطحهما الداخلي على الجاليتين تماماً. عندما يصبح الخرطوم في تمام تمدده يرتفع وبالتالي تدفع اللاسينيا لأعلى في مقابل منطقة فوق البلعوم وتكون النتيجة غلق الفم. تندمج الشفة السفلى (المكونة من مؤخر الذقن ومقدم الذقن والملامس الشفوية والجلوسا والباراجلوسا) مع الفكين السفليين بواسطة اللورم (لاحظ أنه لا يظهر في الشكل إلا فك سفلي واحد). لاحظ كيف أن حركة الكاردو والساق تفلطح الزاوية بين اللورم ومؤخر الذقن في الشفة السفلى وبالتالي تُحرك الشفة السفلى للأمام.



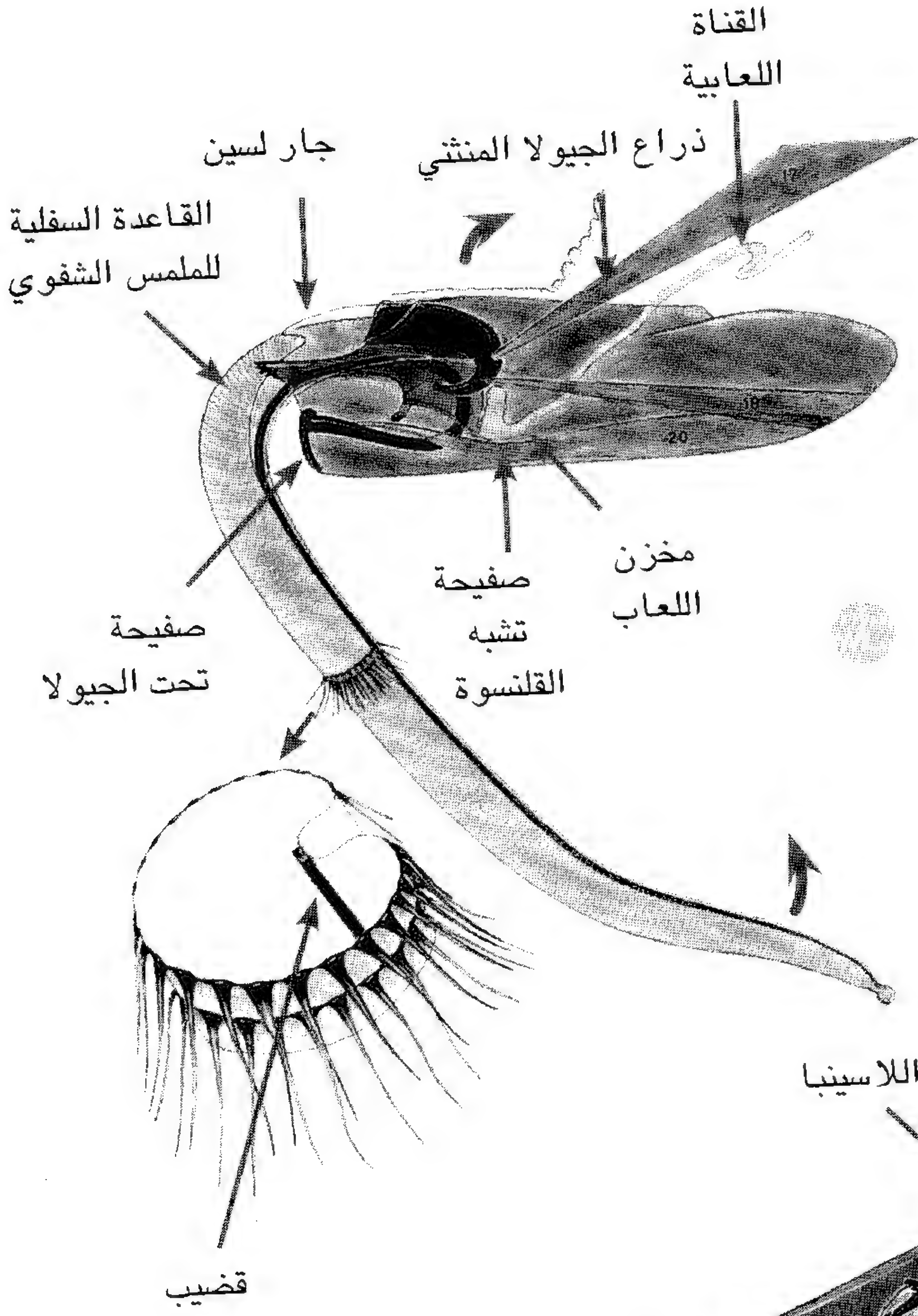
الشكل رقم (٥,١٤). (أ) انكماش قاعدة الخرطوم تحدث نتيجة انقباض العضلة رقم (١٠) المتصلة بالكاردو، والعضلة رقم (١١) التي تصل الساق بمساعدة العضلة رقم(١٨) المتصلة بمقدم الذقن (انظر الشكل ب).ترفع العضلتان (١٢)،(١٣) مقدم الخرطوم لتنقل اللاسينيا لأعلى إلى فوق البلعوم. يصل اللورم كل من الشفة السفلى وزوج الملامس، التي بالتالي تتحرك ككل (أرقام العضلات على الشكل طبقا لما ورد عن سنودجراس Snodgrass (٢)).

(ب) يتم انكماش قاعدة الخرطوم وانكماش اللجيولا في مقدم الذقن عن طريق زوج العضلات رقم (١٧) التي تصل بالأذرعة اللجيولية الخاصة بمقدم الذقن. تنكمش أيضا الساق والجاليا والكاردو (غير موجود بالرسم) حيث أنها جميعا تتصل بمقدم الذقن بواسطة اللورم (غير موجود بالرسم).

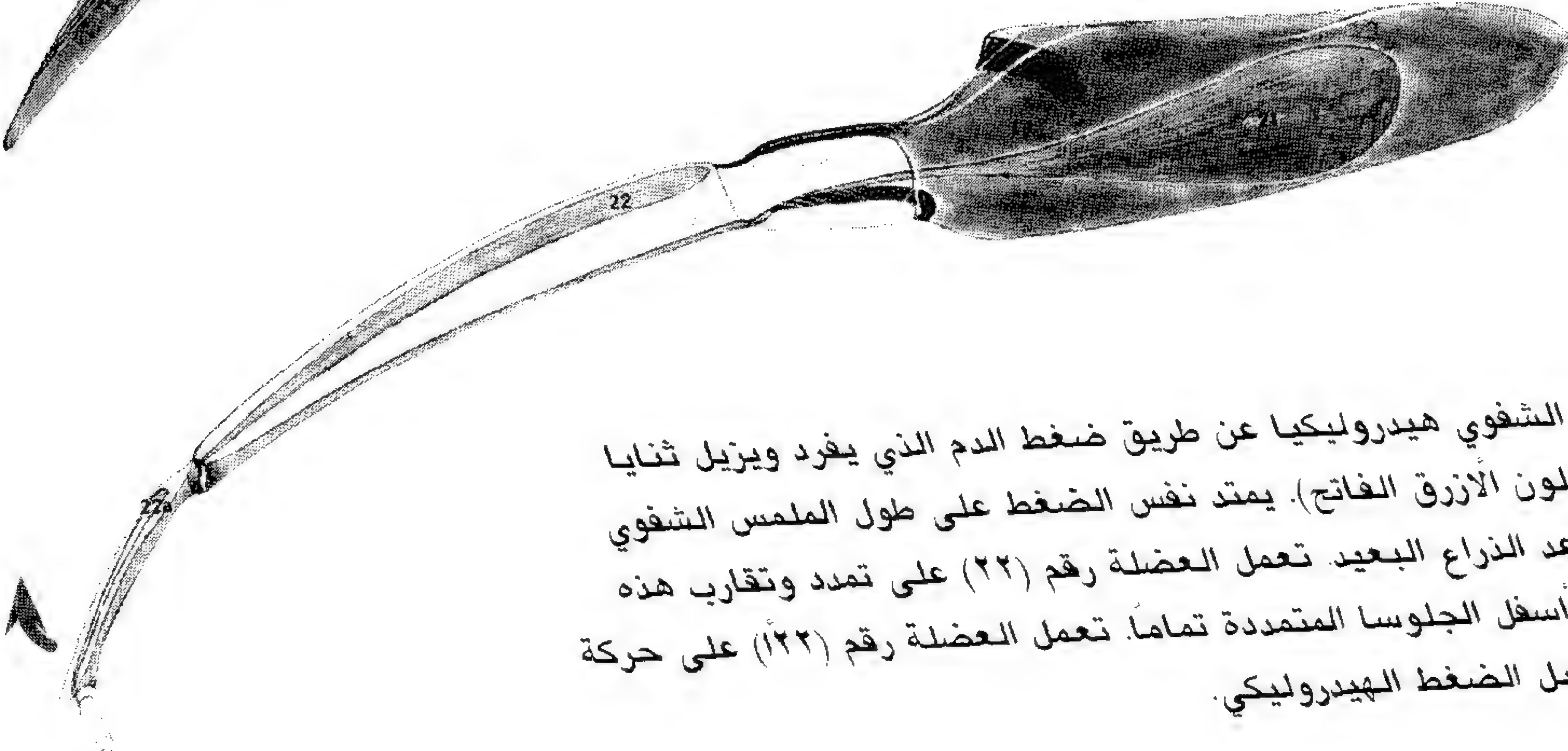
(ج) يحدث ثني الجاليا بواسطة العضلة رقم (١٥) التي تتصل بقضيب الجلوسا الذي يتمفصل مع صفيحة على الجانب الداخلي للجاليا والساق.

(د) يتحقق ثني الملمس الشفوي بانقباض العضلة رقم (٢١) التي تتصل بقضيب الجلوسا القابل للثني (اللون الأرجواني). يلاحظ أن الجدار العلوي للرباط يكون متصلباً ولكنه مرن. يحدث ثني أيضا للأغشية بين الحلقية (ذات اللون الأزرق الفاتح).

الشكل رقم (٥,١٥). (أ) ثني الجلوسا. يتم انكماش اللجيولا في مقدم الذقن بواسطة العضلتين (١٧)، (١٩) اللتين تعملان على أذرع اللجيولا الموجودة بمقدم الذقن مسببة انثنائهم للداخل. تتصل أذرع اللجيولا بالباراجلوستين ويمدوا مع صفيحة تشبه القلنسوة عند قاعدة الجلوسا ، يندفع قضيب الجلوسا (الأرجواني اللون) والصفيحة تحت اللجيولا للداخل بينما تقصر الجلوسا وتتحدب. تظهر العضلات رقم (٢٠) (مزدوجة ولكن تظهر واحدة فقط على الرسم) بطيئة وغير نشطة مثل عضلات الغدد اللعابية (لاترى على الرسم). تغطى كل الجلوسا بشعيرات كثيفة التي تخرج من الحلقات المغلظة المتبادلة مع مناطق غشائية (برتقالية اللون). يمكن رؤية مجموعتين من الشعيرات المتطاولة. يقع قضيب الجلوسا (الأرجواني اللون) في تجويف ويمر للخلف على طول الجلوسا. بالإضافة إلى ذلك يعمل التجويف على نقل اللعاب إلى طرف الجلوسا. قد يكون الهيمولمف (اللون الأزرق الفاتح) تحت ضغط أقل من المرئي حيث يمتص الغشاء والقضيب للداخل فيما بعد، أو تحت ضغط أعلى مسببا حركة القضيب والغشاء لخارج جسم الجلوسا (انظر الشكل رقم ٥,١٦ ج).

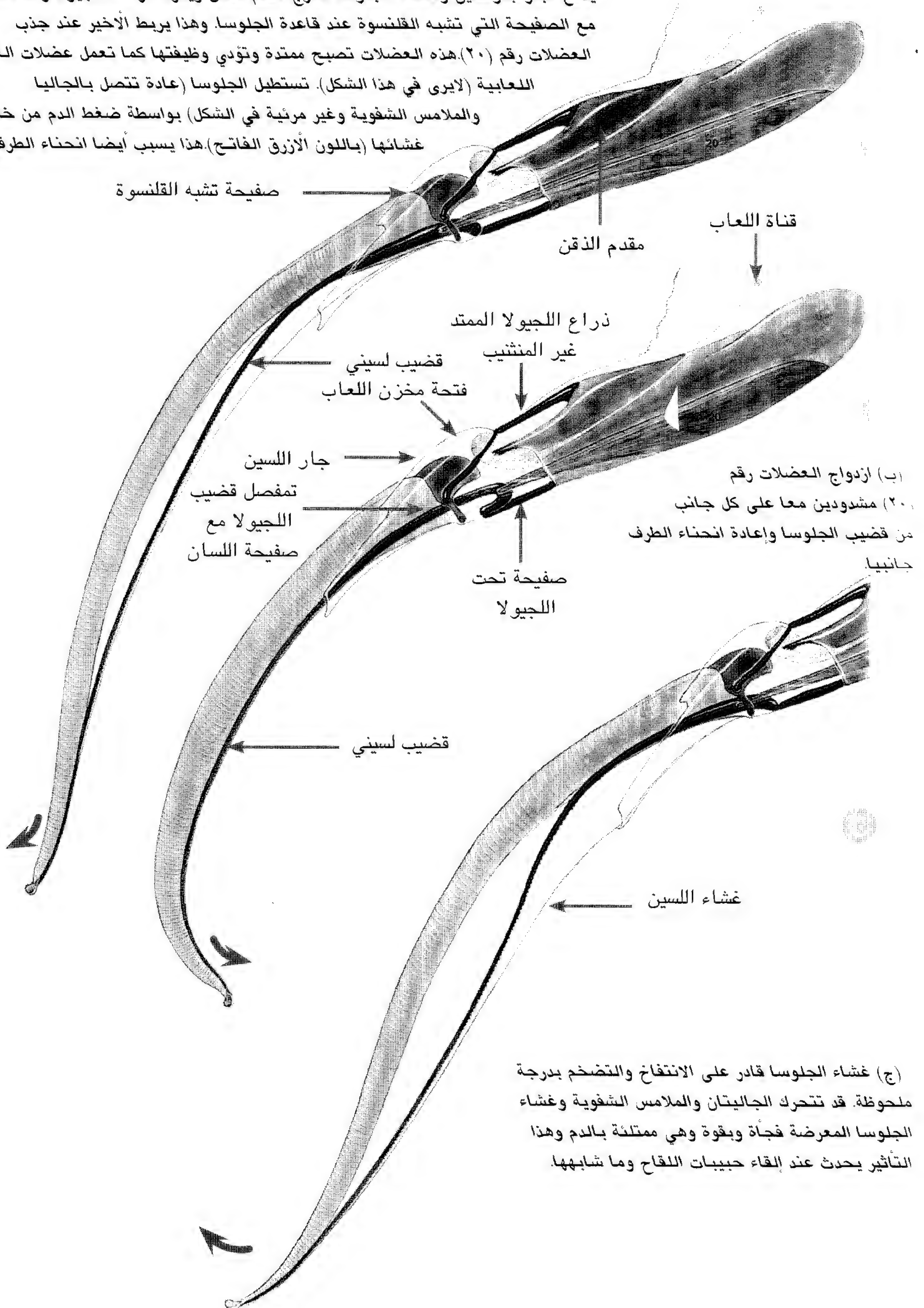


(ب) يتم تمدد الجاليا نتيجة تأثير هيدروليكي بواسطة ضغط الدم الذي ينفخ ويضخم الغشاء بين الحلقي أيضا(اللون الأزرق الفاتح). يلاحظ أن العضلة رقم(١٦) التي تعمل كرافعة تدفع اللاسينيا بشدة مسببة تمدد وتقريب لاحقين. كما يسبب انقباض العضلة رقم (١٤) أيضا بعض التمدد والتباعد.



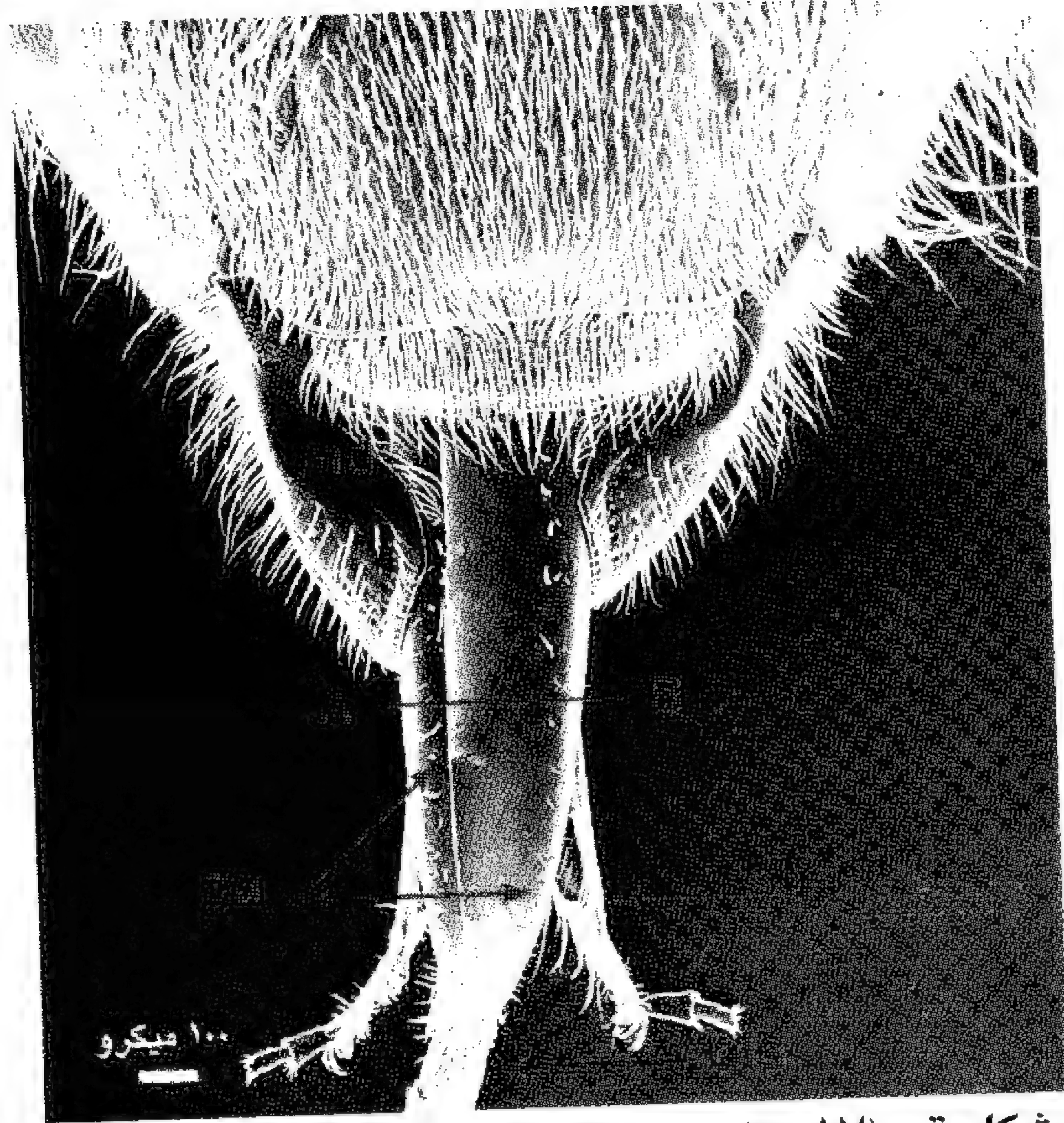
(ج) يتم تمدد الملمس الشفوي هيدروليكيا عن طريق ضغط الدم الذي يفرد ويزيل ثنايا الأغشية بين الحلقية (اللون الأزرق الفاتح). يمتد نفس الضغط على طول الملمس الشفوي ويميل إلى انكماش وتباعد الذراع البعيد. تعمل العضلة رقم (٢٢) على تمدد وتقارب هذه الحلقة وتدفعها لأعلى وأسفل الجلوسا المتمددة تماما. تعمل العضلة رقم (٢٢أ) على حركة الحلقات البعيدة في مقابل الضغط الهيدروليكي.

الشكل رقم (٥,١٦). (أ) يتحقق انكماش اللجيولا هيدروليكيا بضغط الدم الذي يدفع الباراجلوستين وقاعدة الجلوسا خارج مقدم الذقن ويفرد أذرعة اللجيولا وتتمفصل مع الصفيحة التي تشبه القلنسوة عند قاعدة الجلوسا. وهذا يربط الأخير عند جذب العضلات رقم (٢٠).هذه العضلات تصبح ممتدة وتؤدي وظيفتها كما تعمل عضلات الغدد اللعابية (لايرى في هذا الشكل). تستطيل الجلوسا (عادة تتصل بالجاليا والملامس الشفوية وغير مرئية في الشكل) بواسطة ضغط الدم من خلال غشائها (باللون الأزرق الفاتح).هذا يسبب أيضا انحناء الطرف.

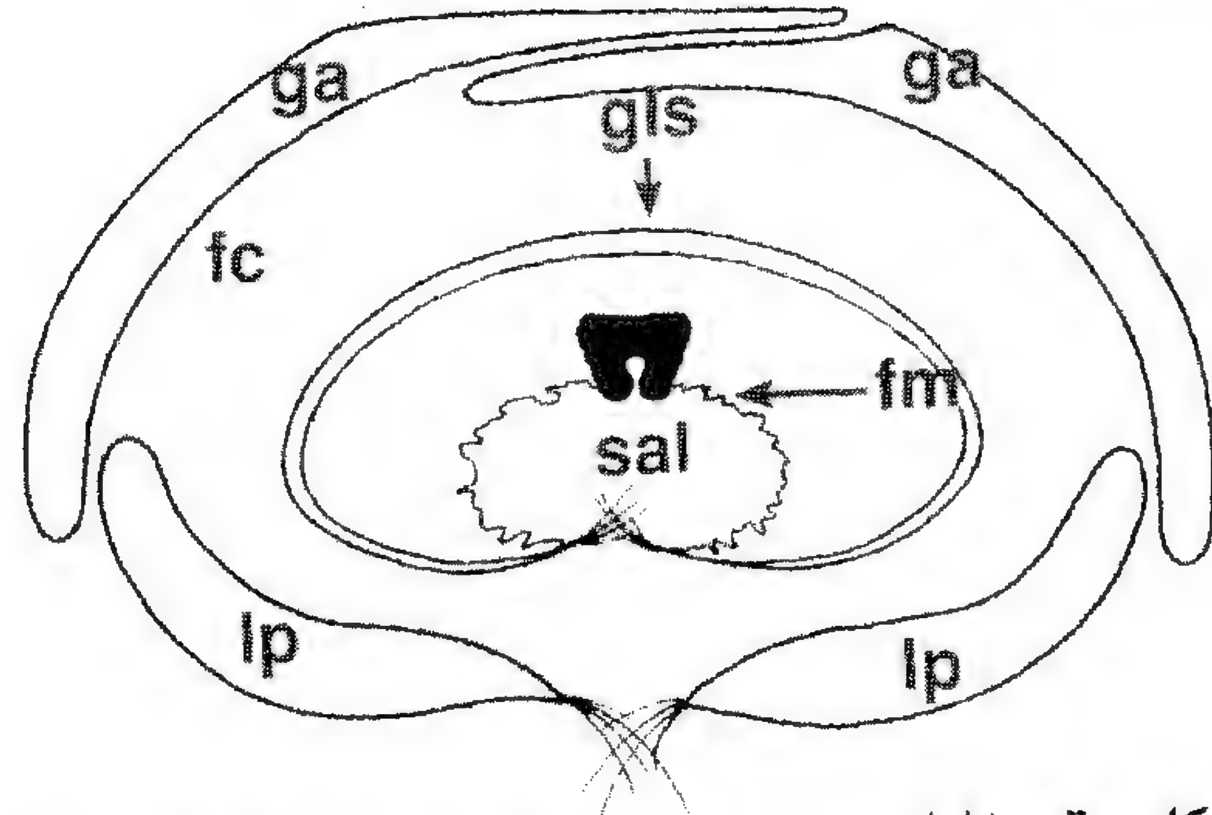


(ب) ازدواج العضلات رقم (٢٠) مشدودين معا على كل جانب من قضيب الجلوسا وإعادة انحناء الطرف جانبيا.

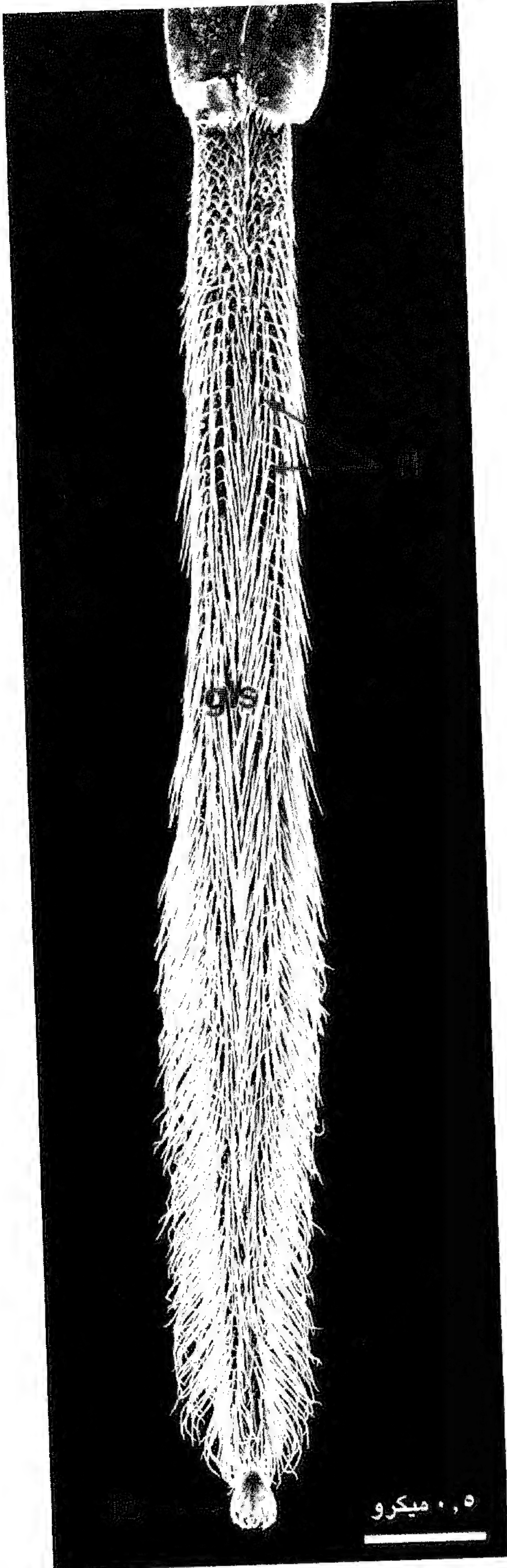
(ج) غشاء الجلوسا قادر على الانتفاخ والتضخم بدرجة ملحوظة. قد تتحرك الجاليتان والملامس الشفوية وغشاء الجلوسا المعرضة فجأة وبقوة وهي ممتلئة بالدم وهذا التأثير يحدث عند إلقاء حبيبات اللقاح وما شابهها.



الشكل قم (١٧, ٥). منظر أمامي لرأس شغالة نحل العسل يبين الفكوك العليا(md) تشتبك مع قاعدة الخرطوم في وضع التغذية. توجد الفكوك بين الحواف على السطح الخارجي للجاليتين (ga) يمكن رؤية الملامس الشفوية(lp) في المؤخرة مع جزء صغير من الجلوسا (gls) الخارج من قناة الغذاء والذي تكون بواسطة الجالتين والملامس الشفوية المستوى (A–B) الموجود على الرسم يبين وضع قطاع خلال قناة الغذاء الموضحة كرسم تخطيطي. في (الشكل رقم ١٨, ٥).



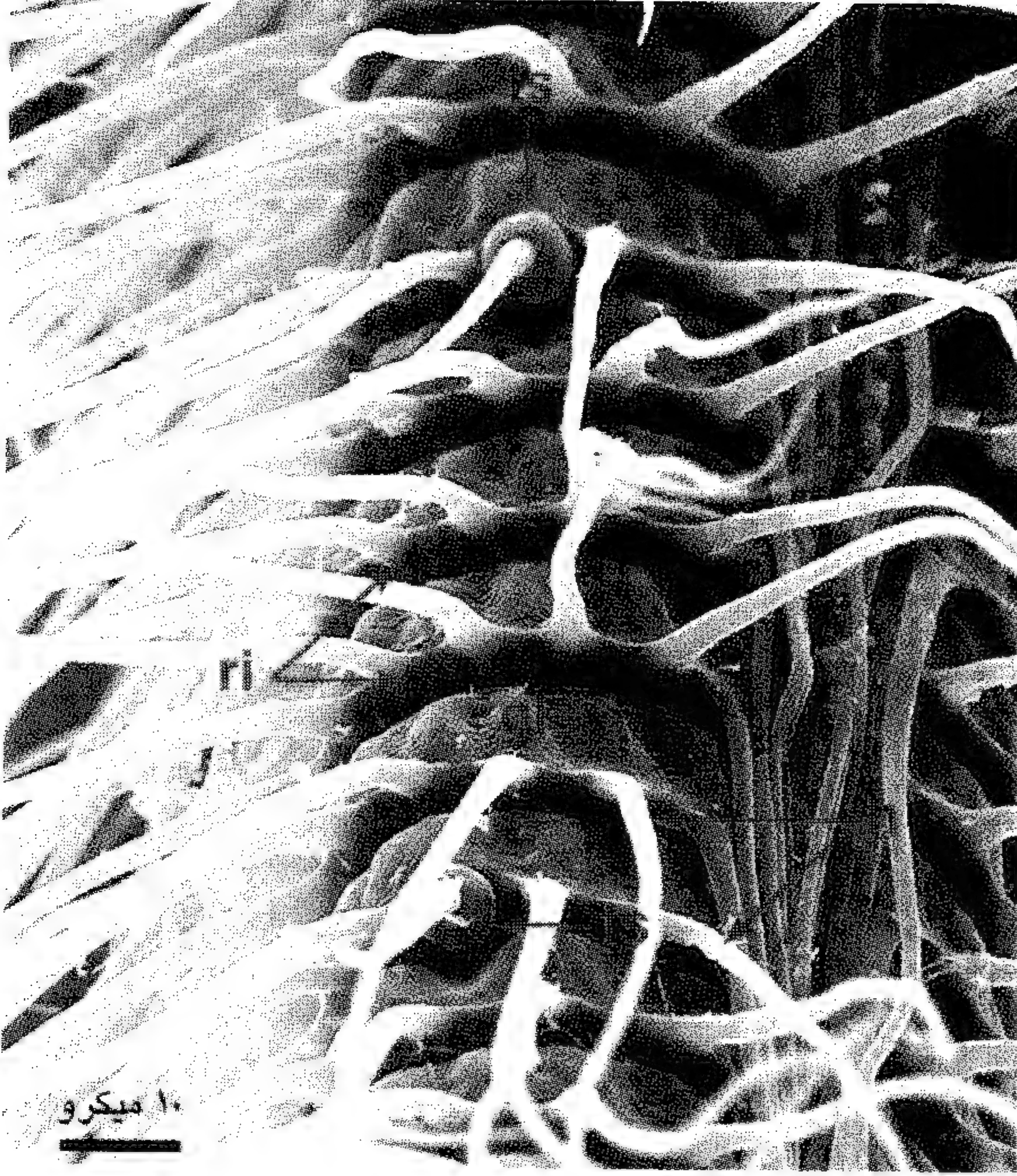
الشكل رقم (١٨, ٥). قطاع عرضي في الخرطوم في المنطقة (A–B) الموضحة بالشكل ١٧-٥ يبين قناة الغذاء (fc) التي تكونت حول الجلوسا (gls) بواسطة الجلوسا المزدوجة الأمامية (ga) وتقع من الخلف الملامس الشفوية (Lp). يغلق الشعيرات الموجودة على الملامس الشفوية قناة الغذاء من الخلف. تتمدد الجلوسا بقضيبها المرن (الأرجوانى اللون) في المنتصف. تتمدد الجلوسا فى الطول ويضخ الدم فيها (اللون الأزرق الفاتح). لاحظ وجود غشاء الجلوسا المرن (fm) الذى يسمح ببعض التمدد عند دخول الدم. يتدفق اللعاب تحت القناة اللعابية (sal) المغلقة بشعيرات على السطح الخلفي. عندما تنكمش الجلوسا فإنها تصب السائل على الطبقة الخارجية للشعيرات الموجودة لأعلى قناة الغذاء (الشعيرات على الجلوسا غير موجودة بالشكل).



الشكل رقم (١٩, ٥). السطح الأمامي للجلوسا (gls). تحيط الفصوص الصغيرة للباراجلوسا (pgls)قاعدة الجلوسا تتكون الجلوسا من حلقات من جليد قوي (متصلب) (ri) يحمل شعيرات متبادلة مع مناطق من جليد غشائي (انظر الشكل رقم ٢٠, ٥). تنتهي الجلوسا في الشفية الصغيرة ذات الشكل الملعقي(fb).

الحفـرة حيث تشـد منطقـة اللجيولا إلى مقـدم الذقن . ويسبب هـذا التأثير أيضا إنكماش أغشية البلورا الخاصين بالساق والكاردو لوجـود إرتبـاط بين الفكوك السفلي والشفة السفلية .

يرجع ثني الخرطوم إلى نشاط العضلات المرتبطة مع قضبان التقوية والصفائح الإسترنية في الجاليا وفي الملامس الشفوية وفي اللسين ، والتي تقترن مع معقد الثني للأغشية بين العقلية . أما عدم ثني الخرطوم وتمدده فيعزي كلية إلى الإرتداد المرن للجليد عنما ترتحي عضلات الثني [٢]، [١١]. وتقترح دراسات اخرى أجريت في هذا المجال أن هنـاك عملية أكثر ديناميكية تعمل على إستخدام حركة الهيمولمف المقرونة ببعض النشاط العضلي والتي تؤدي في النهاية إلى ثني أو مد الخرطوم [٣٠]، [٣١]. (الهيمولمف هو دم الحشرة الذي لا يرتبط بأوعية دموية ولكنه يغمر كل الأنسج والأعضاء داخل الجسم فيما يعرف باسم الجهاز المفتوح). وقد وجد أن الغشاء البلوري للساق ومقدم الذقن وخلف الذقن عبارة عن تراكيب مجوفة تحتوي على الهيمولمف بالمشاركة مع هيمولمف علبة الرأس وباقي أجزاء الجسم. ويتم دفع الهيمولمف للفراغ بقوة مع توطيد كل من الجاليا والملامس الشفوية مسببا تمددهم واستطالتهم . ومن المحتمل أن تساعد مرونة الجليد على هذا التمدد وليست النحلة فقط هي التي تستعمل هذه الطريقة في تمديد واستطالة أجزاء الفم. فقد وجد أن النشاط العضلي مع ضغط الدم يسببان تمدد خرطوم الحشرات الكاملة التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة Lepidoptera (الفراشات وأبو دقيقات)، كما يشترك الهواء مع العاملين السابقين في تمدد الخرطوم [٢٨]، [٣٢]. ويلاحظ أن اللسين أيضا يكون مجوفا ولكن جداره الخلفي ليس مغلقا تماما، حيث تحد جدره بغشاء يحتوي على الهيمولمف. وهنا يسبب ضغط الهيمولمف إستطالة قواعد اللسين وجار اللسين (اللجيولا)، وبالتالي تندفع الأخيرة لخارج مقدم الذقن وتتمددذارع اللجيولا وصفيحة اللجيولا بعد أن كانت منثنية . ويصبح اللسين محاطا باللجيولا وبالملامس الشفوية ، وبالتالي فإن أي زيادة لاحقة في ضغط الهيمولمف ينتج عنها تمدد في طولها، لذلك تنبسط جيدا بجانب قناة الغذاء لتصل إلى أسفل في الغدد الرحيقية(مكان وجود الرحيق بالزهرة). أحيانا وبين الفنية والأخرى، تبقى النحلة الجاليا والملامس الشفوية بعيدين عن اللسين، وعن طريق الحقن الفجائي بقوة للهيمولمف فإن غشاء اللسين ينتفخ ويتضخم حتى



الشكل رقم (٥,٢٠). السطح الأمامي للجلوسا (gls) يبين حلقات الجليد المتصلبة (ri)متبادلة مع جليد غشائي. يسمح هذا الترتيب باستطالة وقصر وميل الجلوسا. تنتشر مستقبلات التذوق(ts) بين الشعيرات الطويلة (h)الموجودة على حلقات الجليد المتصلب.

أنه يظهر من خارج اللسين. ويحدث ذلك بهدف التخلص من حبوب اللقاح والمخلفات على اللسين. وتشترك الحركات المعقدة لأجزاء الفكوك السفلى والشفة السفلى المختلفة في تكوين الخرطوم وفي ثنيه بعيداً عند عدم استعماله. ويمكن تفهم ذلك بطريقة أكثر سهولة بمراجعة الأشكال التخطيطية (الأشكال رقم ٥,١٤ جـ، د؛٥,١٥؛ ٥,١٦) التي توضح نشاط كل جزء.

لعق ومص السوائل
Lapping and sucking up liquids

يتكون اللسين من سلسلة من الحلقات الجليدية يخرج منها كثير من الشعيرات الطويلة ذات نقط إرتكاز بعيدة منتشرة أربطة جليدية أكثر مرونة. وتصبح الشعيرات أكثر طولا كلما إتجهنا للقمة (الشكلين رقم ٥,١٩ ؛ ٥,٢٠)، وتشكل جزء مكمل لزائدة جمع الرحيق. عند القمة ، يفتح اللسين للخارج في فص صغير يشبه الملعقة يسمى العضو المروحيFlabellum أو الشفية Labellum حيث يوجد على حوافها شعيرات صغيرة متفرعة (الشكلين رقمي ٥,٢١ ؛ ٥,٢٢). ويمكن للسين أن يمتد بجانب قناة الغذاء المتكونة بثني الجاليا

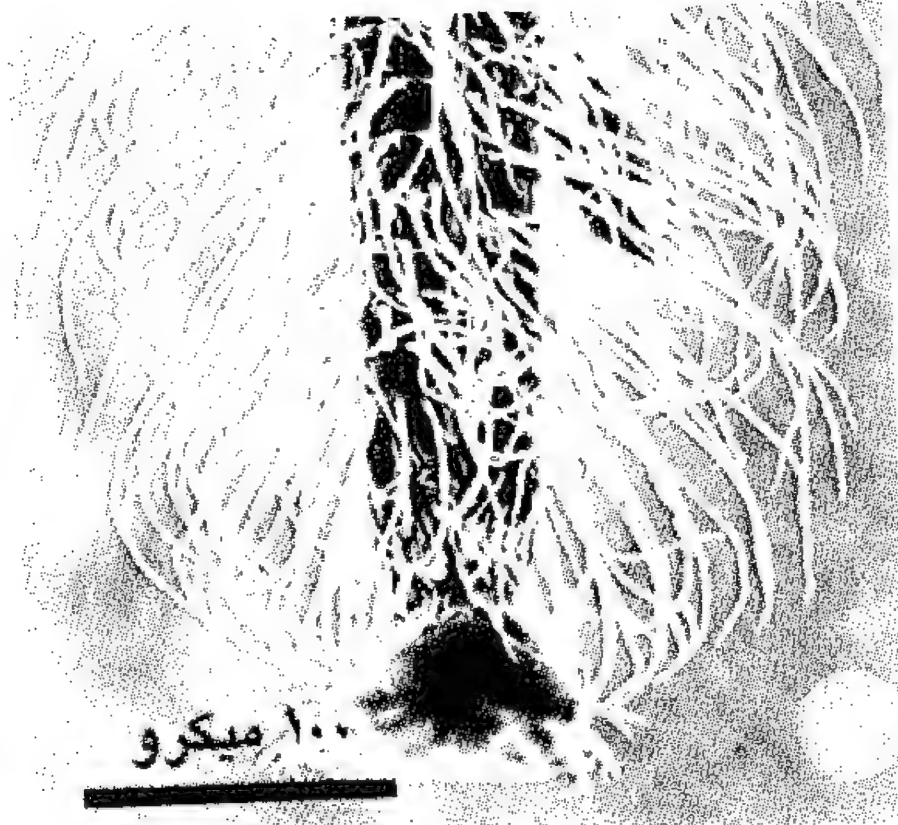
والملامس الشفوية حول اللسين، أو يمكن له أن يقصر، وهنا يرقد كلياً داخل القناة. ويلاحظ أن الجزء الظاهر من اللسين يكون متحركاً جداً، ويمكن أن يتحرك في كل الاتجاهات بفعل زوج العضلات ٢٠ التي تعمل على قاعدة القضيب المرن للسين (الشكل رقم ١٦, ٥ب)، عند الغمر في الرحيق، يتحرك السائل على اللسين ويتجه لأعلى بين الشعيرات بالخاصية الشعرية للخارج عندما يصبح محملا بالسائل، ويزداد ذراع اللسين بمقدار يصل إلى ٤٠ – ٥٠ ٪ من طوله الأصلي. وتقترح إحدى الدراسات التي أجريت على هذا الموضوع أن الشعيرات مرتبطة بجدر اللسين بطريقة تجعلها تدور للخارج تلقائيا عند إمتداد اللسين ليزيد من كفاءته في حمل الرحيق [٢٩]. ويصبح اللسين منكمشاً حاملاً السائل لأعلى في قناة الغذاء، وهنا يمكن إزالته من اللسين ويرفع خلال تجويف الفم في القبة (الكيس القبي البلعومي Cebariopharyngeal sac) بفعل مضخة القبةCebarial pump، ويدفع الضغط العضلي للقبة الممتدة الرحيق لأعلى في المرئ.

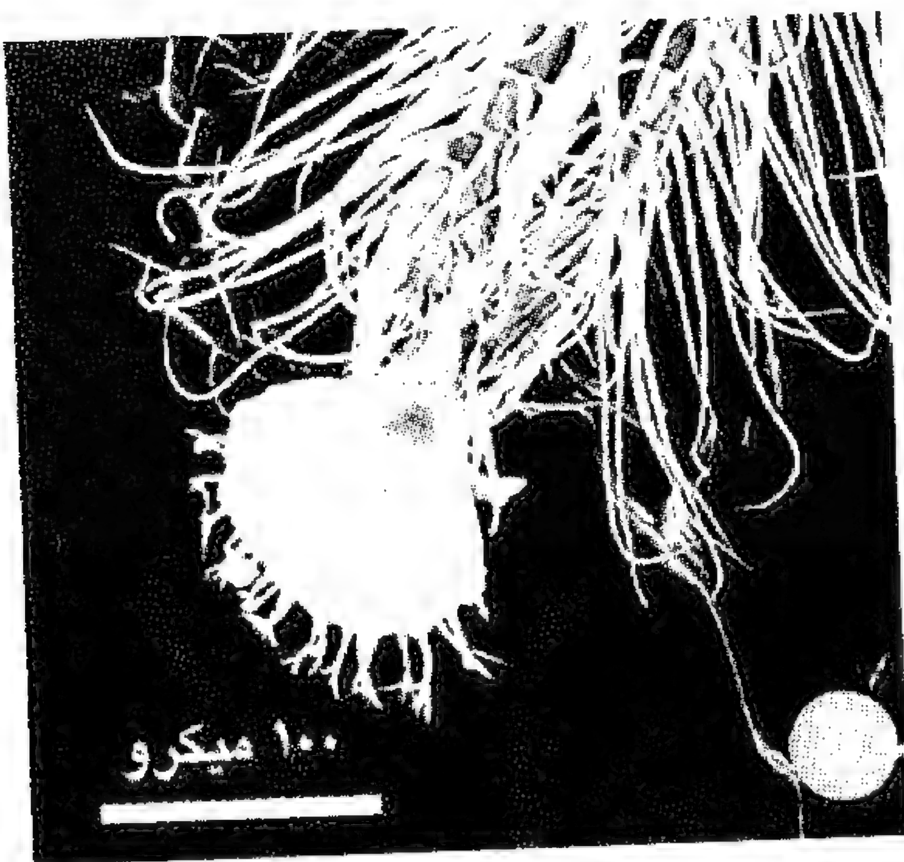
يشكل التمدد والإنكماش المتكرر للسين دورة اللعق Licking cycle التي تتكون من ثلاث مراحل: الحمل والإنكماش، والتفريغ [١٢]. القوى الشعرية لها أهميتها في مرحلة الحمل عندما يغمر قمة اللسين في الرحيق، وتسهم الشعيرات الموجودة فعلياً في هذه القوى بزيادة طول الملامسة عند السطح البيني (بين الرحيق والهواء). وتخلق الفرجات الموجودة بين الشعيرات ثغرات أو فجوات تشبه الأنابيب، والتي فيها تقوم القوى الشعرية برفع السوائل لأعلى على اللسين. وتزداد القوي التي تدفع الرحيق على اللسين بزيادة طول الشعيرات، حيث تزداد قوى اللزوجة التي تقاوم تفريغ حمل اللسين بواسطة المضخة القبية البلعومية بزيادة مساحة سطح الشعيرات. ومن المحتمل أن تمثل كثافة وطول الشعيرات الموجودة على لسين النحلة نوعاً من التوافق بين هذين العاملين. ويؤثر لزوجة محلول الرحيق على حجم الرحيق اللازم في اللعقة الواحدة، حيث يقل الحجم بزيادة تركيز الرحيق. ويلاحظ أن دورة اللعق تبدو سريعة جدا، حيث وجد انها تتراوح ما بين ٤إلى ٥ دورات في الثانية في حالة النحل الطنان Bumble bees، وتتشابه نحل العسل في هذا المعدل ايضا.

إذا وجدت كمية كبيرة من الرحيق المتاح والتي يمكن للنحلة أن تصل إليها في الزهرة بدون تمدد اللسين، فإنها تمد قناة الغذاء نفسها في الرحيق وبالتالي تعمل قناة المص مباشرة لرفع السائل في القبة Cibarium. ويلاحظ أن غياب دورة اللعق المتوسطة يزيد من كفاءة رفع الرحيق من الزهرة [١٢].

إن طريقة إبتلاع الرحيق أصبحت مفهومة جيدا في النحلة ،ولكن دور اللعاب في التغذية لا زال غير معروف جيدا، وبالتالي تختلف أهميته. ويقترح بعض الباحثين أن اللعاب يصل إلى طرف اللسين عند تغذية النحلة على الرحيق ويختلط بالأخير عندما يتدفق هذا السائل في قناة الغذاء [١١]. ويعتقد أن اللعاب يصب من الغدد اللعابية الموجودة في الجهة الأمامية عند قاعدة فصي جار اللسين. ومن هنا تتجه حول اللسين بواسطة الفصوص في النهاية المفتوحة لقناة اللسين. ويمر اللعاب أسفل قناة اللسين ويخرج على السطح الخلفي للعضو المروحي Flabellum. وبالرغم من قبول هذا الراي بأن هذا هو الطريق الذي به يصل







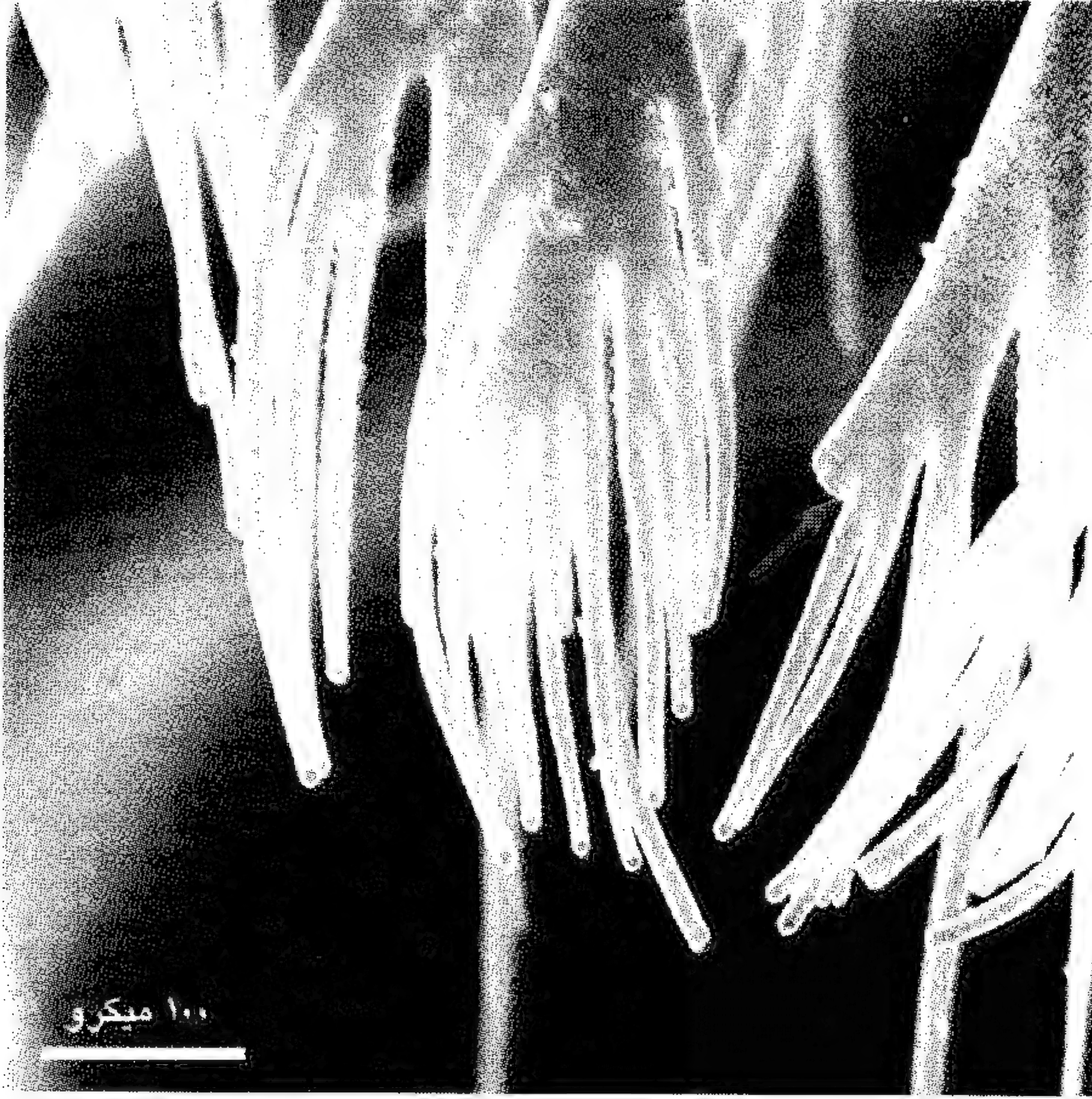
الشكل رقم (٥,٢١). (أ) شكل جانبي للشفية يبين أهدابها الشعيرية (tbh). (ب) منظر أمامي للجلوسا يبين الشفية منحنية لأعلى لتكوّن الملعقة. (ج) منظر خلفي للشفية.

اللعـاب إلى طـرف اللسين وتقترح دراسـات أخرى في هذا المجال أن اللعـاب يتدفق عند الطـرف فقط عندما تتغـذى النحلة على مواد صلبة مثـل السكر [٢]. فعندما تتغـذى علـى السكر، ينحنـي الطرف المتحـرك ويقشط الوجـه الأمامـي للعضو المروحي من الخلـف فصاعداً لتقطيع حبيبات السكر، ويقوم اللعاب بترطيبه وتحويله الى شـراب سائل، حيث يؤخذ لأعلـى في الشعيرات في الطريق الطبيعي له. ومع ذلـك توجد تقارير علمية تفيد ان تغذيـة النحل على السكر يتـم بصب اللعاب بالتعاقب اسفل قناة الغذاء بدلاً من قناة اللسين، ثم يتم امتصاص الشراب النـاتج لأعلى من خلال نفس القناة [٢٩]. وقد اشـار نفس الباحثـين أنه يمكن صب اللعـاب من الغدد اللعابية عندما تنكمش منطقـة الجيولا بالخرطوم تماماً وبالتالي تصبح قادرة على ترطيب المواد التي تقرضها الفكوك العليا.

رابعاً : كيف يستخدم النحل أجزاء فمه في تغذية نفسه؟

How do bees use their mouthparts to feed themselves?

بعد خـروج الحشرات الكاملة من العيون السداسية، تتغـذى الشغالات لمدة ثلاثة أو أربعة أيام بواسطة نحل اخر بطريقة تبـادل الغـذاء Trophallaxis. فالنحلة التي تطلـب الطعام تلامس قـرني إستشعار نحلة أخرى بقرني إستشعارها، وفي نفس الوقت تدفع طرف لسانها في إتجاه فم النحلة الأخرى، فإذا كانت النحلة الأخرى سـوف تمد الأولى بالغـذاء فإنها تفتـح فكيها العلويين عرضياً مع بقاء خرطومها منكمشاً تحت رأسها، وتدفع قاعـدة الخرطـوم إلى الأمـام قليلاً وتقـذف بنقطة من السائـل عليه. وهنا تقوم النحلة التـي تطلب الطعام بمد خرطومها تجاه نقطـة السائل وتمتصهـا. وتظل عملية تلامـس قـرون الاستشعار بـين النحلتين خـلال تبادل الغـذاء (الشكل رقم ١٦، ١ ب)، ويحتمـل أن يكون ذلك بغرضـ تبادل المعلومـات الحسية. ومـن المحتمل أن يكـون ذلك بهدف المحافظـة على أن تصطـف النحلتان قبالـة بعضهما أثناء التغذيـة. ويمكن لهذا النحل صغير السـن أن يحصـل على عسـل وقليل مـن الرحيق، ومن المحتمـل بعض خبـز النحـل [٧]. بعد الأيـام الأولى القلائل، تغذي شغالات النحـل نفسها على العسل الذي تلعقـه مـن العيـون السداسيـة الموجـودة بالقرصـ بإستعمـال ألسنتها. ويحتـاج النحل أيضـا إلى حبوب اللقـاح خـلال السبعة أيـام الأولى لنمو الغـدد بدرجة مناسبة، وتنخفض هذه الإحتياجات بعد ٨ إلى ١٠ أيام. وتعالج حبوب اللقاح في الفم (والتي تم الحصول عليها من المخـزن في العيـون السداسيـة) بواسطـة الفكوك العليا.

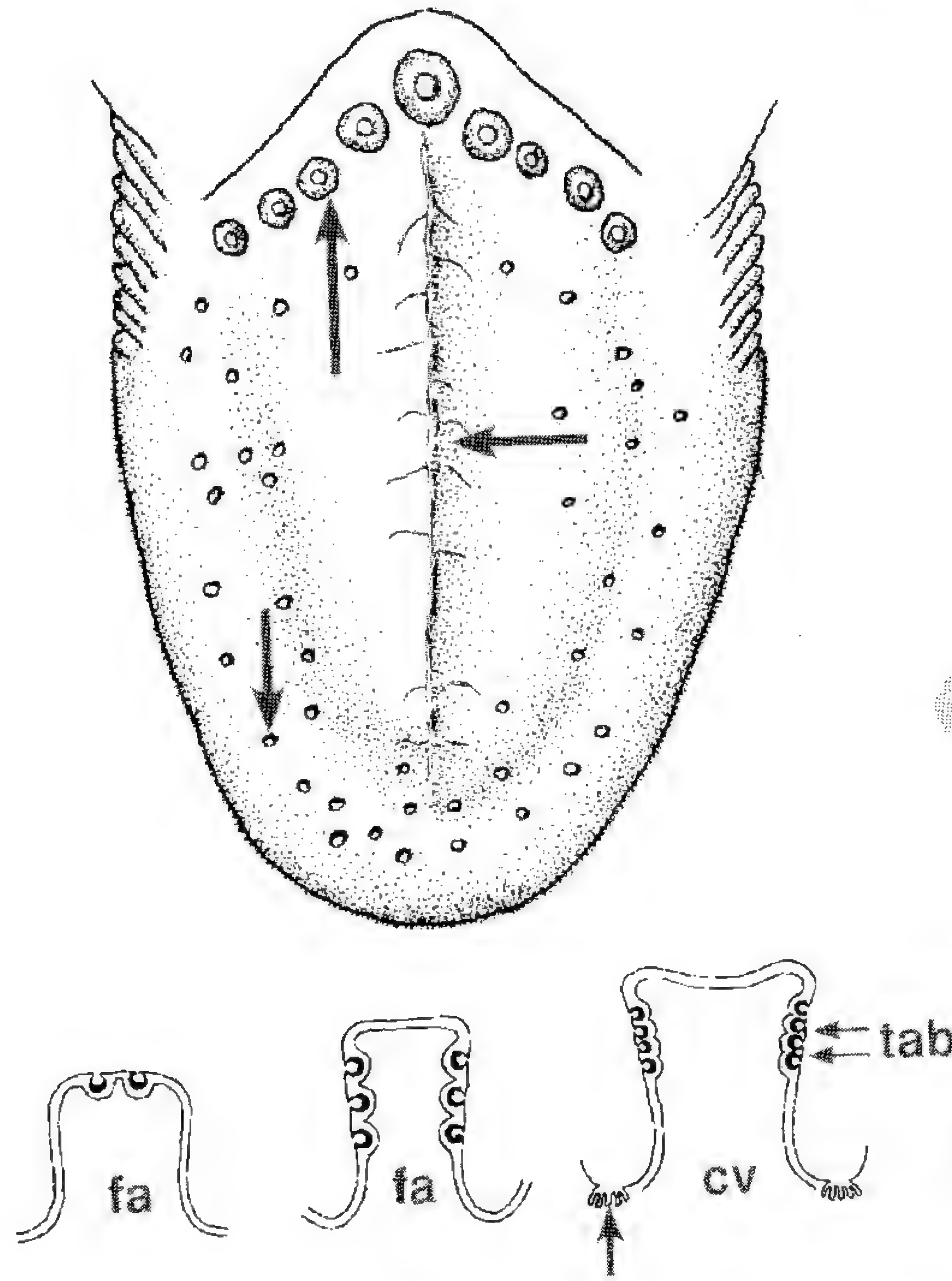


الشكل رقم (٥,٢٢). شعيرات فصية (lbh) على حافة الشفية في النحل المتقدم في السن. هذه الشعيرات قد تتكسر أو تقتلع (السهم).

تتغذى ملكة نحل العسل بواسطة الشغالات الوصيفات بإستعمـال طريقة تبادل الغذاء Trophallaxis، وعـادة يتم ذلـك بواسطة الشغـالات التي تنتج غـذاء الحضنة. ويذكر بعض الباحثين أن الحشرات الكاملة من الملكات تتغذى غالباً على غذاء الحضنة ومن المحتمل أن يضاف إليه بعضـ العسل، بينما يقترح بعضـ الباحثين انه قد تتغذي الملكات على طعام يشابـه الغذاء الملكي [٢٧]، وقـد وجد أن لهـم القدرة على تغذيـة أنفسهم على سكر متبلـور إذا عزلـت عن الشغـالات ولكن مـن النادر أن تغذى الملكة نفسها وهي داخـل الخلية. تتغذى الذكور خلال الأيام الأولى القلائل مـن حياتها بواسطة النحل الحاضـن، والغذاء الذي يتناولـوه عبارة عن خليط من غذاء الحضنة وحبوب اللقاح والعسل وأحياناً محتويات معدة العسل المرتجعة. أمـا الذكور كبيرة السن فتغذي نفسها من العسل المخزن في العيون السداسية بالقرص. وكمـا هو الحال في الملكة، يبـدو خرطوم الذكر أقصر طولاً من خرطوم الشغالة، ولكنه قادر على لعق العسل المخـزن في العيـون السداسية. هذا وقـد سبق وصف تغذية اليرقات عن طريق إفراغ الإفرازات الغدية.

التغذية : (٥،٢) تذوق الطعام
Feeding Tasting the food

في الإنسان توجد مستقبلات التذوق في الفم، ٩٠٪ منها على السطح الظهري للسان (الشكل رقم ٢٣ ,٥ ب)، والباقي يوجد على سقف الحلق وفي البلعوم. وتقوم هذه المستقبلات بإختيار المواد التي يتم تناولها في الفم لتعمل إنتخاب أخير ونهائي للطعام قبل بلعه. وتوجد مستقبلات حسية في جيوب صغيرة أو براعم تذوق على حلمات تبرز على سطح اللسان (الشكل رقم ٢٣ ,٥ ب). ويحتوي كل برعم تذوق على حوالي



الشكل رقم (٥,٢٣). (أ) لسان بشري مغطى بحلمات (الأسهم) التي تعطي سطحه مظهرا خشنا. توجد أربعة أنواع من الحلمات: النوع الأول الخيطي الشكل filiform يوجد على جميع سطح اللسان، والنوع الثاني الفطري الشكل يوجد على طرف وجانبي اللسان ، والنوع الثالث الورقي الشكل foliate يشكل مجموعة من الثنايا على طول مركز اللسان والنوع الرابع حلمات حول متراسية circumvallates وتقع عبر منطقة خلف اللسان وهي حلمات كبيرة الحجم بالنسبة للأنواع الثلاثة الأولى.

(ب) الحلمات الفطرية الشكل (fu) والحلمات الورقية الشكل (fa) والحلمات محاطة بمتراس (cv) تظهر على هيئة براعم تذوق (tab) على الجدر الظهرية أو الجانبية تفرز الغدة الأصلية (السهم) الموجودة عند قاعدة الحلمات المخاط على اللسان.

٤٠ - ٦٠ خلية مستقبلة (الشكل رقم ٥,٢٤) ويوجد حوالي ١٠٠٠٠ برعم تذوق، ولذلك يتم إختبار الغذاء بأعداد هائلة من المستقبلات. عندما يوجد الغذاء في تجويف الفم، قد تتنبه أيضا مستقبلات الشم في الأنف وتساعد إستجابتهم علي تعزيز نكهة الطعام. ويلاحظ ان هذا الإسهام يمكن ان يفقد من المستقبلات الشمية عندما يصاب الإنسان بالبرد. وتحمل المستقبلات الحسية زوائد دقيقة على سطحها القمي، وتحمل هذه الزوائد اماكن الإستقبال للمواد المطلوب تذوقها. تفرز الخلايا في برعم التذوق مخاط لتبلل هذه الزوائد. وتذوب المواد المطلوب تذوقها في اللعاب لكي تصل إلى اماكن الاستقبال. فإذا أمكن للمادة المطلوب تذوقها أن تتفاعل بطريقة مناسبة مع أماكن الاستقبال على الخلية المستقبلة، فإن ذلك يقود إلى فتح البوابات الايونية في غشاء الخلية. وينتج عن الحركة التالية للأيونات أن الخلية تفقد إستقطابها، ويؤدي ذلك إلى إنطلاق وتحرير الناقل العصبي ، وتنشط الخلايا العصبية التي تغذي الخلية المستقبلة بواسطة هذا الناقل، وتنتقل إشاراتها العصبية إلى المخ.

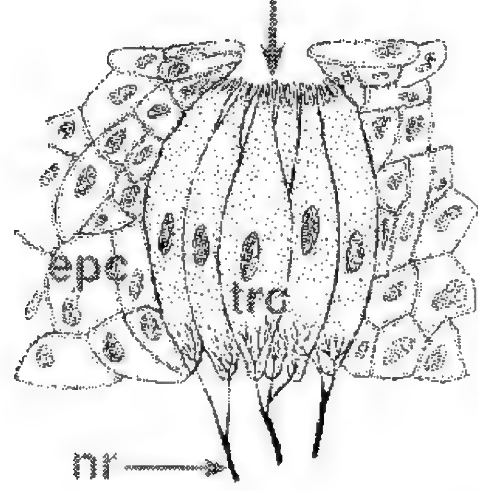
للإنسان أربعة أنواع من الاحساس بالتذوق بصفة أولية هي: الطعم الحلو والحامضي والملحي والمر. وعند إجراء تسجيلات كهروفسيولوجية علي خلايا الاستقبال المنفردة الخاصة بالتذوق، وجد أنه يوجد أربعة أنواع من الخلايا تعطي إستجابات أحسن طعم حامضي وأحسن طعم ملحي وأحسن طعم مر. وهذا يعني، مثلا، أن خلية أحسن طعم حلو قد تعطي إستجابة بسيطة للمادة ذات الطعم الملحي أو الطعم المر، ولكنها تعطي إستجابة كبيرة جداً للمادة ذات الطعم الحلو. وبرغم أن الخلايا الموجودة في برعم التذوق ليست من نوع واحد على سبيل الحصر ، فإنه يوجد بعض التخصص علي المناطق المختلفة للسان الإنسان؛ فالحساسية للطعم الحلو تكون أعظم ما يمكن في مقدم اللسان أما الحساسية للطعمين الملحي والحامضي فيكونا على جانبي اللسان بينما تكون الحساسية للطعم المر في المنطقة الخلفية للسان وعلى سقف الفم الناعم. ويلاحظ أن براعم التذوق في منتصف ثلثي اللسان تبدي إستجابة لأي من الأربعة أنواع الخاصين بالإحساس بالتذوق. وتوجد بعض الدلائل السلوكية على وجود نوعين أوليين آخرين خاصين بالتذوق هما: الطعم المعدني Metallic taste

الذي يوجد في منتصف اللسان والطعم الصابوني Soapy taste عند أعلى قمة في اللسان، ولكن هذا الإعتقاد لم يوافق عليه كثير من الباحثين. ويعتقد أن الأنواع المختلفة من الإحساس بالطعم المكتسبة بالخبرة قد ترجع إلى التنبيه بالتفريق بين كل نوع وآخر من مستقبلات الطعم عن طريق المواد التي يتم تناولها في الفم. ويكون لكثير من المواد السامة بتركيزات عالية يكون طعما مرا مثل القلويدات في بعض الأغذية النباتية، و يؤدي تنبيه مستقبلات الطعم المر الموجودة في المنطقة الخلفية من اللسان إلى رفض الطعام الموجود بالفم. ويمكن أن يؤدي التنبيه الحسي لهذه المنطقة إلى لفظ أو بصق الطعام وتنبيه الانعاكاسات العصبية الخاصة بالقئ، ويؤدي ذلك في النهاية إلى رفض الطعام غير المناسب والخطر. وتوجد أيضا المستقبلات الحرارية Thermal ومستقبلات الألم Nociceptive في المنطقة الخلفية من اللسان وعلى سقف الفم الناعم، أما الإحساس بالسخونة والإحساس بالطعم اللاذع المصاحب لبعض الأغذية (مثل الفلفل والفجل الحار والخردل أو المسطردة والزنجبيل) فيرجعان إلى التأثير المهيج للمواد الفعالة في هذه المركبات على مستقبلات الألم. و تعتبر هذه المركبات اللاذعة مرفوضة من الحيوانات، ولكن يمكن للانسان تنمية وتطوير تذوقهم [١٣]

أولاً : مستقبلات التذوق في الحشرات (المستقبلات الكيميائية بالملامسة):

Insect taste receptors (contact chemo receptors) :

توجد المستقبلات على أجزاء الفم وفي الفم؛ قرون الاستشعار؛ الأرجل؛ الاعضاء التناسلية وخاصة آلة وضع البيض؛ وفي بعض الأحيان على سطح الجسم عموما. وكما هو موضح في الفصل الأول، فإن أعضاء التذوق في نحلة العسل تتكون من الشعيرات والأوتاد؛ وهي تماثل إلى حد كبير في المظهر المستقبلات الشمية، باستثناء أنه بدلا من تغطية جميع السطح بالثقوب فإنه يوجد ثقب واحد فقط على القمة (انظر الشكل رقم ١,١٤). عادة ما يوجد من ٤ إلى٦ خلايا عصبية لتغذية كل عضو حسي خاص بالتذوق، حيث ترقد أجسام الخلايا عند قاعدة الجذع، وكل خلية ترسل امتدادتها (تفرعاتها الشجيرية)إلى أعلى في اتجاه القمة. ويكون الثقب الموجود على قمة العضو ملئ بسائل لزج يتكون من سكريات عديدة مخاطية Mucopolysaccharides، حيث يقوم هذا السائل بترطيب التفرعات الشجيرية للخلية. وتقع أماكن الاستقبال الخاصة بالكيميائيات المنبهة في غشاء التفرعات الشجيرية. وكما هو الحال في الشم، توجد مشكلة عن كيفية وصول هذه الكيميائيات لأماكن الاستقبال. ولحدوث عملية التذوق، يجب أن يكون مصدر التنبيه على اتصال بأعضاء الحس الخاصة بالتذوق، كما يجب أن تصل الكيميائيات المنبهة بالغذاء إلى السائل الذي يملأ الثقب، ويجب أن تذوب جزئيات هذه الكيميائيات أو تنفذ خلال السائل لتصل إلى أماكن الاستقبال على التفرعات الشجيرية. وكما في الحيوانات الفقارية، إذا كانت هذه الجزئيات ذات طبيعة بحيث



الشكل رقم (٥,٢٤). يحتوي كل برعم تذوق في الإنسان على ٤٠ – ٦٠ خلية مستقبلية (trc). يخرج من كل خلية زوائد دقيقة من قمتها والتي يوجد عليها جزيئات تذوقية (السهم) حيث تعتبر مواقع استقبال. تغمس الزوائد الخلوية في المخاط المفروز بواسطة الخلايا داخل برعم التذوق. كل خلية قد تغذى عصبيا بأكثر من عصب (nr)، وكل عصب قد يغذي عدة خلايا. طول فترة حياة كل خلية مستقبلة تعتبر قصيرة جدا وهي حوالي عشرة أيام في الإنسان، ثم تظهر خلية جديدة يمكن تمييزها عن باقي الخلايا الطلائية المحيطة (epc).







الشكل رقم (٥,٢٥). أمثلة لأعضاء حس خاصة بالتذوق في شغالة نحل العسل
(أ) على عقلة مقدم الرسغ في الرجل الأمامية.
(ب) على الملمس الشفوي.
(ج) وعلى زائدة الجاليا بالفك السفلي لأجزاء الفم.

يمكنهـا التفاعـل مـع بروتين معـين موجـود في أماكن القبول في خلية معينة، فإن البوابات الأيونية في الغشاء سـوف تفتح، وسوف تقود حركة الأيونات في الخلية في النهايـة إلى أن تفقد الخليـة استقطابها، ومـن ثم تنشأ السيالات العصبية في الخلية العصبية.

وكمـا في الإنسان، فـإن لمستقبـلات التـذوق في الحشـرات حساسيـة للطعـم الحلو والمالـح والحامضي والمـر. وبعض هـذه الحشرات مثـل الذبابـة السروء Blowfly يكـون لهـا أيضـا مستقبـلات ذات حساسية للأحماض الأمينية. بالإضافة إلى ما سبق، يوجد بكثير من الحشرات خلايـا ذات حساسية للمـاء أو للأحماض المخففـة جدا. ويظهر ذلـك أيضا في الفئـران والأرانب حيـث يوجد بهـا مستقبلات للمـاء (مستقبـلات أسموزية Osmoreceptors). وتستجيـب كل خلية موجودة في عضو تذوق لمدى مختلف مـن الكيميائيات؛ فمثلا، توجد عـادة خلية تكـون أفضل استجابة لهـا للسكريات ويطلق عليها الخلية السكريـة Sugar cell، وخلية أخرى تكون أفضـل استجابة لها للأملاح غـير العضوية ويطلق عليها الخليـة الملحية Salt cell. واعتمـاداً على نوع الحشرة أو علـى مـكان التأثير على الحشـرة، قد توجـد أفضل استجابـة للأحماضـ (خليـة حمضيـة) أو/و خلية ذات حساسيـة للمواد المرفوضة سلوكياً (المكافئة للخلية التي تستجيـب للطعم المـر). وفي كثير من الحشـرات، يمكن للخليـة الرافضـة أن تستجيـب لمركبـات ذات تصنيفات تركيبيـة مختلفـة. ففـي الحشـرات التـي تتغـذى على النباتـات، تستجيـب مثل هـذه الخلايا عـادة للمركبات الكيميائيـة التي توجـد في النبات لتعمـل كمعيار وقائي لتقلل مـن مهاجمـة الحشرات لهـذا النبـات. إن الخلية الرابعـة أو الخامسـة يمكـن أن تكـون خليـة حساسـة للأحماض الأمينية أو حساسة للماء، ويمكن لكلاهما أن يتواجدا إذا وجد ستة تفرعات شجيرية في الجزع [١٣]، [١٤]. في الحشـرات الاجتماعيـة، مثـل النحل، حيث تلعـب الفرمونـات دوراً كبيراً في التحكـم في سلـوك المستعمـرة أو الطائفة، قد تحتـوي بعض أعضاء الحس ذات الاستقبال الكيميائـي بالملامسة على خلايا حساسة لجزيئات نـوع معين من الفرمونات كمـا سبق ذكره في الفصل الأول. ولا يوجد عضو حس بهذه المواصفات تم التعرف عليه حتى الآن، لأن حجم الأوتاد الحسية صغيرة الحجم تحول دون ذلـك وتجعل البحث في هذا الموضوع من الصعوبة بمكان.

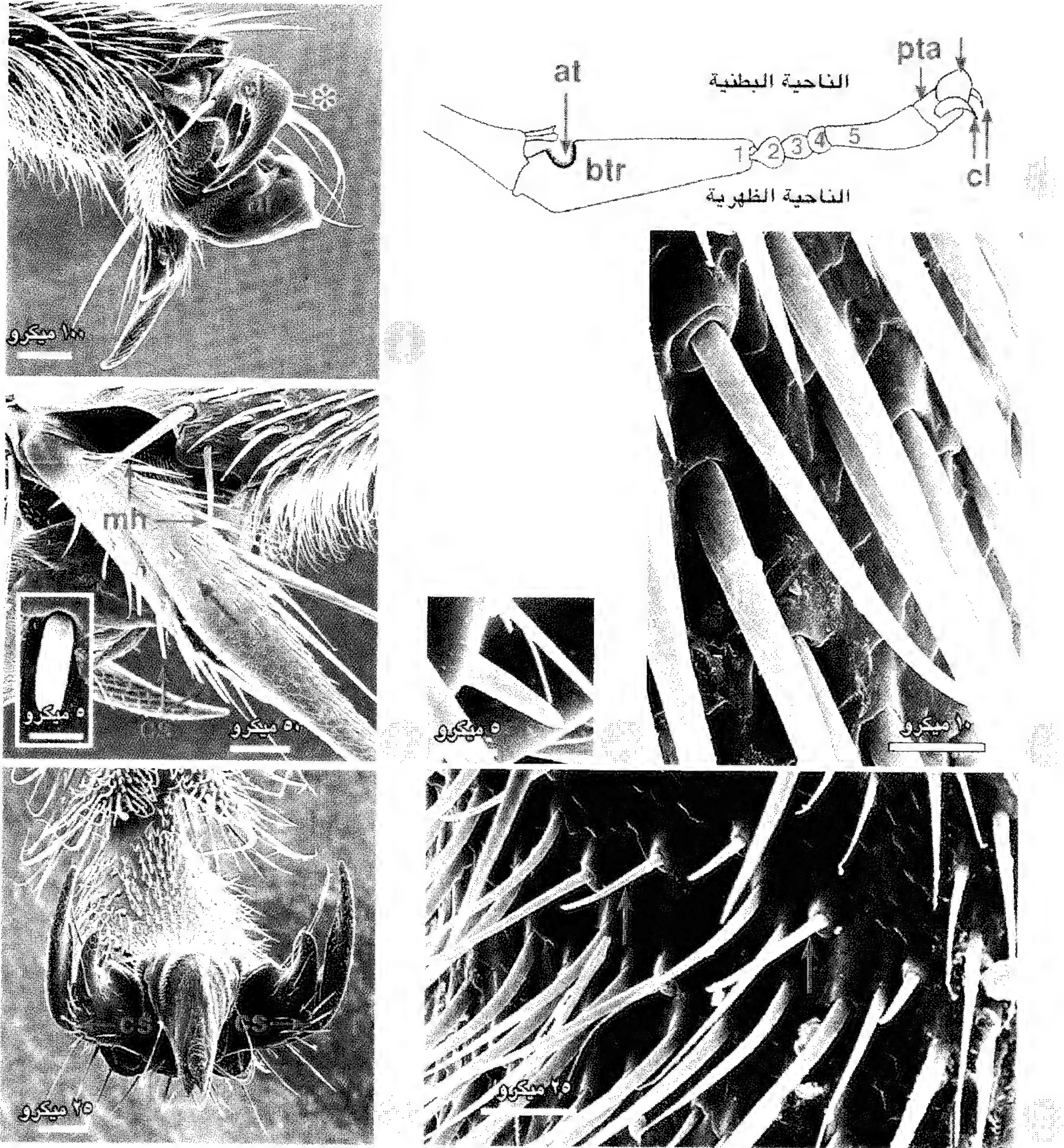
تنتهـي غالباً واحدة مـن محاميع الخلايـا المستقبلة (والتي تغذيَ الوتد المستقبـل الخاص بالتذوق عصبيا) عنـد قاعدة الوتد. وترتبـط التفرعـات الشجيرية للخلية بجـدار الجـذع عند هـذه النقطـة، ولا تنبـه بالمركبات الكيميائية ولكن يتم تنبيههـا بحركة الجذع بالنسبة لسطح الجليـد. لذلك فإن الأوتاد الحسيـة لها وظيفة مزدوجة: مستقبل التـذوق ومستقبل ميكانيكـي. ترتبط مستقبلات التذوق، عـادة، بأجـزاء الجسـم المعنيـة باستكشـاف ومعالجة الغذاء، بينما تعطي الخلية المستقبلة الميكانيكية إشـارات عند تلامس الأشياء، وتعطـي معلومات عن الوضع. في بعـض الأحيان، يوجد الوتـد بوضوح في تجويف في الجليد (الشكلين رقمي ٥,٢٥؛ ١,١٣)، حيث تشكل قاعـدة الوتـد نتـوء مستديـر ورابطـة التجويف، ويتشابه ذلك مع الخلية المستقبلة الميكانيكية. وعنـد غياب هـذا النظام يبين البحـث الخاص بالتركيب الدقيق ما إذا كان لهذا المستقبل وظيفة مزدوجة أم لا.

ثانياً: مستقبلات التذوق في النحل:
Taste receptors in bees

توجـد مستقبـلات التـذوق في النحلة علـى الأرجل وقرون الاستشعـار وأجزاء الفم وفي تجويف الفم. من الناحية التركيبية، تتكون هذه المستقبلات إما من أوتاد غـير حادة ناعمة الجـدر تقل عن ميكرومـتر في الطول تسمى أعضاء الحس المخروطيـة Basiconic، أو من امتدادات مـن الجليد تشبه الشعيرات تكون أطول وتسمى أشواك لمس ميكانيكيـةaeticae (الشكل رقم ٥,٢٥). ولكلا النوعين حلمات طرفية Terminal papillae.

المستقبلات على الأرجل
Receptors on the legs

عنـد تلامس نقطة مـن محلول سكري مـع الأرجل الأماميـة يتمـدد الخرطـوم، وقـد بينـت الأبحـاث التشريحيـة وجود حـوالي ١٠٠ عضـو حسي خاص بالتـذوق علـى الرسـغ Tarsus ومقـدم الرسـغ Pertarsus (الشـكل رقم ٥,٢٦) [٤]. وهـذه غالبا ما تكون أشواك لمس ميكانيكية منتشرة بين عقل الرسغ الخمسة. ويوجد تركيـز أعلى على طرف مقدم الرسغ الذي يخرج منـه المخلب. ومن السهولـة نسبياً رؤية أعضاء الحسـ على مقدم الرسغ، حيـث توجد أساساً على الحـواف الداخلية للمخالب. أمـا تلك التي توجد علـى الرسغ فإنها تحاط بشعيرات جليدية طويلة تغطي الأرجل و توجد على طولها نقاط حادة من أعضاء حس مـن نوع شعـيرات لمس ميكانيكيـةTrichoid الذي يتغذى عصبياً عند القاعدة ويعمل كمستقبلات ميكانيكية (الشكل رقـم ٥,٢٦ أ،ز). وقـد أظهرت قطاعات في بعض أشواك لمس ميكانيكية اتجاه التفرعات الشجيرية لاربعة خلايا إلى طرف الجـذع، وتتجه الخامسة إلى القاعدة. وقد اقـترح، أنه يوجد حـوالي ٤٠٠ خلية مستقبلـة خاصة بالتذوق على الرجـل [٤]. و من غير



الشكل رقم (٥,٢٦). (أ) يتكون رسغ كل رجل من خمس عقل أو قطع رسغية (٥,١) : الأكبر حجما تسمى عقلة قاعدة الرسغ (١) (btr)، يليها ثلاث عقل صغيرة الحجم جدا (٢، ٣، ٤) وعقلة أكبر هي الخامسة (٥). يخرج من العقلة الخامسة زوج من المخالب الجانبية (cl) على جانبي فص لين طرفي يسمى الوسادة (ar). يظهر في هذا الشكل مكونات الرجل الأمامية ويظهر عليها منظف قرن الاستشعار (at).

(ب) عضو الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية (المشار إليه بالسهم) على العقلة الخامسة من الرسغ محاط بشعيرات جليدية وأعضاء حس من نوع شعيرات اللمس الميكانيكية حادة ومحدودة والتي من المحتمل أن تعمل كأعضاء حس ميكانيكية

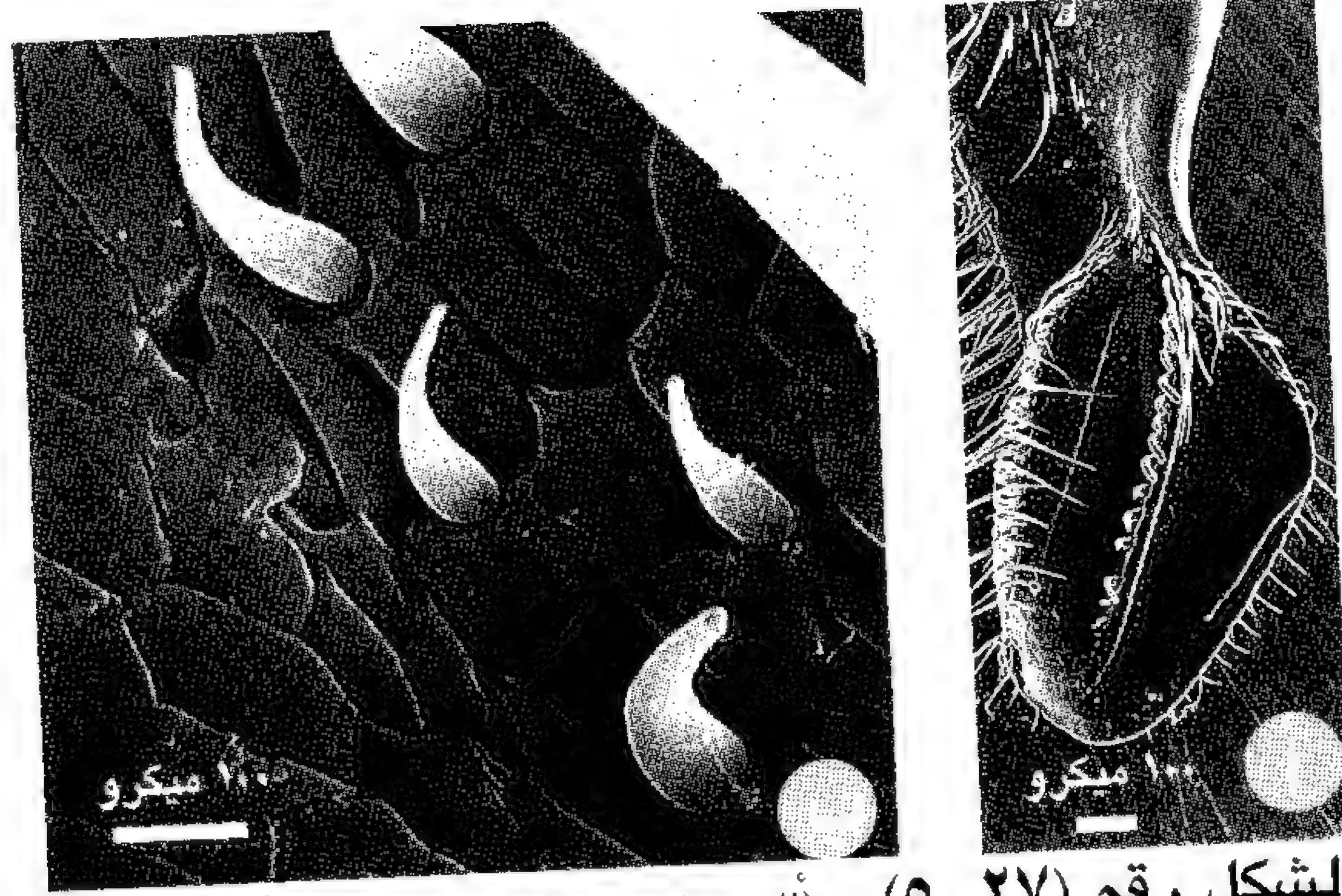
(ج) عضو الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية على العقلة الرابعة من الرسغ (السهم)

(د) منظر جانبي للنهاية البعيدة للعقلة الخامسة من الرسغ ومقدم الرسغ يبين مخلب الرسغ (cl)والوسادة (ar). ويلاحظ أنه للعقلة الخامسة من الرسغ عضوين حسيين صغيرين من نوع أعضاء الحس المخروطية على شعيراتها (السهم) (انظر الشكل المكبر في الشكل هـ). تحتوي الحواف الداخلية للمخلبين على عضو الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية (النجمة).

(هـ) عضو حس للتذوق المشار إليه بالسهم كما في الشكل (د).

(و) يحمل المخلب عدة أنواع من أعضاء الحس، حيث يوجد أعضاء حس من نوع أشواك الحس الميكانيكية (CS)على طول الحافة الداخلية، وعدد صغير من أعضاء الحس الوتدية (السهم) ذات الأوصاف المختلفة لأعضاء حس كيميائية أو كأعضاء حس ميكانيكية. توجد أعضاء الحس الميكانيكية متاخمة للمخالب.

(ز) الجانب السفلي لطرف مقدم الرسغ وتظهر أعضاء الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية (CS)على الحافة الداخلية للمخالب



الشكل رقم (٥,٢٧). (أ) سطح الفك العلوي من أجزاء فم شغالة نحل العسل ويظهر موقع مجموعة من أعضاء الحس المفترض أن تكون من النوع الكيميائي (السهم).
(ب) أمثلة لمجموعة من الأوتاد التي تقع عند مدخل التجويف الموجود على طول المنطقة التي تشبه الملعقة في الفك العلوي.

الواضح في الوقت الحالي، ما إذا كانت كل هذه المستقبلات لها علاقة بالسلوك الغذائي أو ما إذا كان بعضها له علاقة بالسلوكيات الأخرى مثل إظهار فرمون أثر أرجل النحل الآخر (الفصل الثامن) من الدراسات التفصيلية لعقل الرسغ في الأرجل الوسطى والخلفية، أقترح أنها تحمل أيضا عدد مماثل من أعضاء الحس الخاصة بالتذوق [١٥].

المستقبلات على قرون الاستشعار
Receptors on the antennae

عند تلامس نقطة من محلول سكري لقرون الاستشعار ينتج أيضا تمدد الخرطوم، لذلك يقترح ان لبعض مستقبلات التذوق على قرون الاستشعار علاقة بالسلوك الغذائي. وقد وجد ان حوالي ٣٠٠ عضو حس منتشرة على العشر عقل المكونة لسوط قرن استشعار الشغالة، وتكون أكثر انتشارا على السطح البطني المفلطح على العقل البعيدة عن باقي العقل (الفصل الاول). ولأعضاء الحس هذه إما أربعة او خمسة تفرعات شجيرية في الجذع وتفرع شجيري لمستقبل ميكانيكي عند القاعدة (انظر الشكل رقم ١,١٣) [١٦]،[١٧]. وقد توجد مستقبلات تذوق أخرى على قرون الاستشعار، ولكن إلى أن يتم تحديد التركيب الدقيق لعضو حس على وجه الدقة فإنه من الصعوبة بمكان حسم ما إذا كان ذلك شمي أو تذوقي أو مستقبل ميكانيكي من حيث الوظيفة.

المستقبلات على أجزاء الفم
Receptors on the mouthparts

غالباً لا تحمل الفكوك العليا مستقبلات للتذوق (الشكل رقم ٥,٤)، ولو أنه يوجد عدد من التراكيب على الفكوك العليا لشغالة نحل العسل التي من المفترض أن تعمل كمستقبلات كيميائية [١٨]. وبالإضافة إلى شعيراتها الكثيرة التي تعمل كمستقبلات ميكانيكية، تحمل الفكوك العليا أوتادا حسية صغيرة ذات تفرع شجيري واحد في الجذع [٤]، جنباً إلى جنب مع الارتفاعات الوسطى على السطح الخارجي (الشكل رقم ٥,٤). وعلى السطح الداخلي ذو الشكل الملعقي، ترقد مجموعة من الأوتاد في تجويف (الشكل رقم ٥,٢٧ أ، ب)، وتكون في وضع بحيث تنظم منه الإفرازات المتحركة عبر الفك العلوي. وحاليا لا توجد أدلة يمكن عن طريقها اقتراح أن هذه التراكيب هي مستقبلات كيميائية، بل أن دورها يحتاج إلى مزيد من البحث.

يدعم الخرطوم جيداً بمستقبلات التذوق (الشكل رقم ٥,١٧). ويحمل اللسين (الشكل رقم ٥,١٩) في المتوسط ٧٢ عضو حس هلبي. ويوجد ١٢ عضو حس طويل على الطرف خلف السوط مباشرةً، ترقد ١٠ منها من الناحية الجانبية البطنية وتمتد للأمام (الشكل رقم ٥,٢٨)، و ترقد الباقي على ثلثي اللسين البعيد كتراكيب قصيرة تشبه الأوتاد وتخرج من تجويف أو جيب يقع بين الشعيرات الطويلة التي تساعد على صعود الرحيق لأعلى أثناء عملية اللعق (الأشكال رقم ٥,٢٠ – ٥,٢٩) [٤]، [١٩]. ومع التفرعات الشجيرية لأربع خلايا خاصة بالتذوق في كل واحدة، يوجد على اللسين حوالي ٢٩٠ مستقبلة من مستقبلات التذوق التي تكون في وضع يسمح لها بتذوق الرحيق عندما ينغمس طرف اللسين في مكان تجمع الرحيق بالزهرة، وعندما يسحب هذا الرحيق لأعلى بين شعيرات وفي قناة الغذاء. وحيث أن قاعدة الوتد يتغذى عصبياً فإنه يعمل وظيفياً كمستقبل ميكانيكي، ويتم تنبيهه عندما يتحرك الرحيق بين الشعيرات ويزيح الوتد بالنسبة لجيبه. لذلك فإن الأوتاد تكون قادرة على رصد تدفق السائل على اللسين.

توجد أعضاء حس خاصة بالتذوق أكثر على الثلاث عقل الطرفية من الملامس الشفوية. وتكون العقلة الأولى (التي تعتبر أكثر طولاً من الملمس) جزءً من قناة الغذاء جنباً إلى جنب مع الجاليا، وتظهر الثلاث عقل القصيرة كنتوء وراءها، حيث يحملوا المستقبلات الكيميائية، ويكونوا في وضع بحيث تنبيههم عندما تؤدي النحلة أدوارها المتعددة في حياة الطائفة. تحمل العقلة الطرفية من الملمس الشفوي (الرابعة) مجموعة من أعضاء الحس القصيرة التي تشبه الأوتاد من نوع أعضاء الحس المخروطية Basiconic، وأعضاء حس أخرى أطول وغير حادة من نوع أشواك اللمس الميكانيكية chaeticae (الشكل رقم ٥,٣٠). تحيط مجموعة ثانية من أشواك اللمس الميكانيكية طرف العقلة الثالثة، بينما توجد الأوتاد الأقصر طولاً على السطح الخارجي. أما

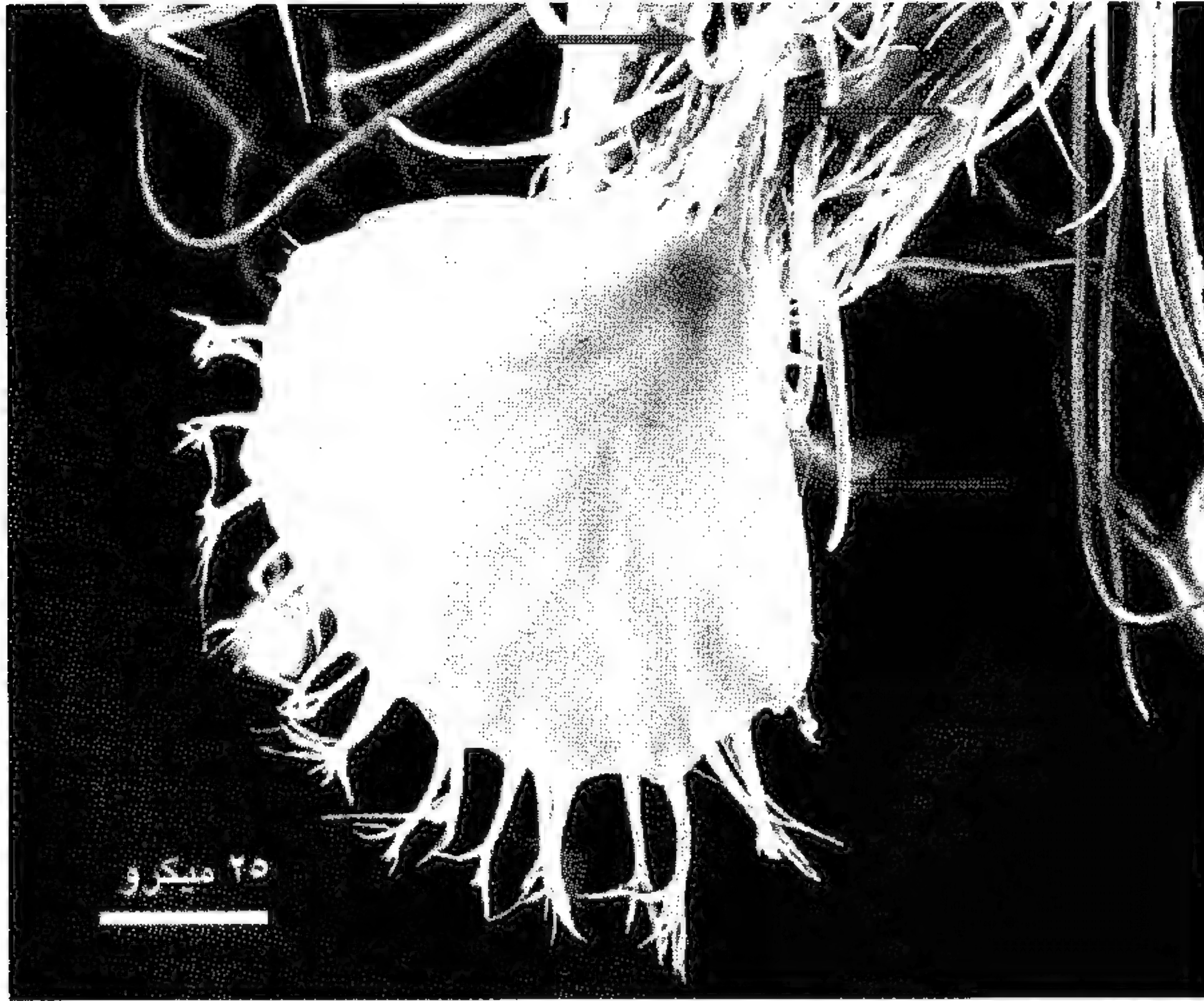
على العقلة الثانية ، فتوجد أعضاء الحس من النوعين أعضاء الحس المخروطية Basiconic و أشواك اللمس الميكانيكية chaeticae متاخمة للناحية الخارجية، تختفي إلى حد ما بين الشعيرات الجليدية. وعموما يوجد حوالي ٥٠ – ٦٥ عضو حس على كل ملمس شفوي.

تحتوي الجاليا بالفك السفلي على حوالي ١٢ عضو حس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية على طول الحافة الجانبية مع وجود بعض أعضاء حس من نوع أعضاء الحس المخروطية Basiconic منتشرة بين النوع الأول (الشكل رقم ٣١, ٥). ويلاحظ أن فراغ عضو الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية يحتوي على أربعة تفرعات شجيرية ، أما الخامس الذي من المحتمل أن يكون مستقبل ميكانيكي ، فإنه يغذي القاعدة عصبيا. وتوجد بعض أعضاء الحس القليلة على طول السطح الداخلي للجاليا، حيث يوجد أيضا ٤٠ – ٥٠ عضو حس مخروطي Basiconic بالقرب من القاعدة (الشكلين رقمي ٢٥, ٥:٣٠, ٥) [٤]. ويلاحظ أن الملمس الفكي المختزل لا يحمل مستقبلات كيميائية.

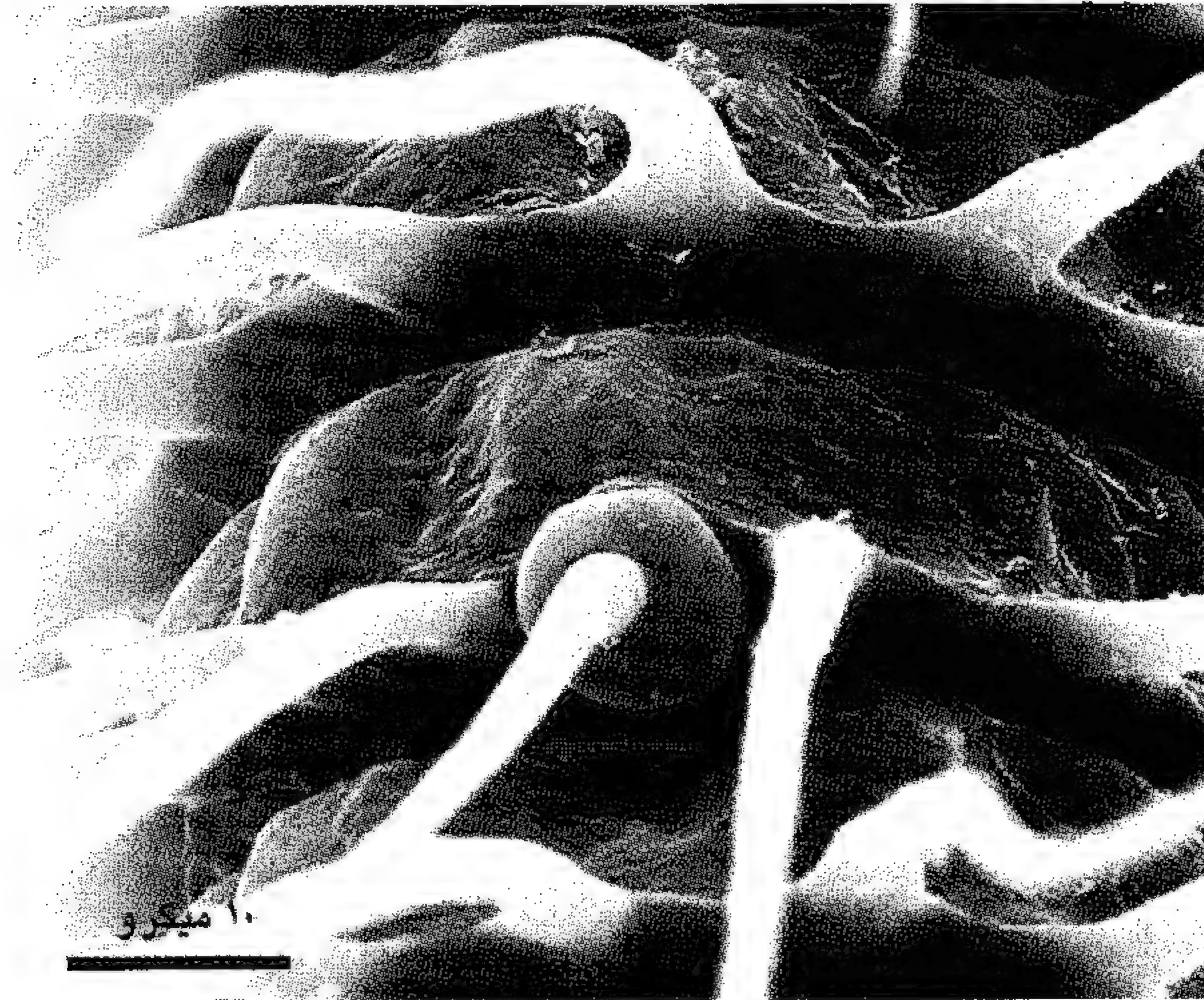
المستقبلات في الفم

Receptors in the mouth

يلامس الغذاء الداخل للفم حوالي ٥٠ – ٦٠ عضو حس تحت بلعومي Hypopharyngeal sensillae ، توجد في مجموعتين على أرضية القبة Cibarium أمام فتحة الغدد تحت البلعومية مباشرةً (الشكل رقم ٣٢, ٥). ومن الفحص بالمجهر الضوئي ، يقترح أن أعضاء الحس هذه يتم تغذيتها عصبياً بأربع خلايا عصبية [١٩]. وطالما أن تركيبهم في النحلة يماثل تركيب المستقبلات الكيميائية بالملامسة في القبة ، فمن المفترض أن يكون التماثل أيضا في الوظيفة. وإذا كان الأمر كذلك ، فإن الغذاء يتم اختباره بمجموعة تقدر بحوالي ٢٠٠–٢٤٠ خلية مستقبلة قبل أن يمر إلى البلعوم. وتكون المستقبلات أيضا في وضع لاختبار غذاء الحضنة والمحاليل المرتجعة بواسطة النحل العامل. وتحمل الوسائد فوق البلعومية Epipharyngeal pads كثير من التراكيب التي تشبه الأوتاد والقصيرة جدا (الشكل رقم ٣٢, ٥أ). ومن الواضح عدم وجود حلمات طرفية أو ثقوب لها ، ولكن عند فحصها بالمجهر الضوئي يلاحظ أنها تتغذى عصبياً بخلية عصبية واحدة [١٩]. ومن غير الواضح ما إذا كانت هذه التراكيب تعتبر مستقبلات، فمن الممكن اعتبارها مستقبلات ميكانيكية تؤدي إلى قفل فتحة الفم عند توجيه الخرطوم في وضع التغذية.



الشكل رقم (٢٨, ٥). بعض أعضاء الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية الطويلة (الأسهم) تقع وراء السطح الخلفي

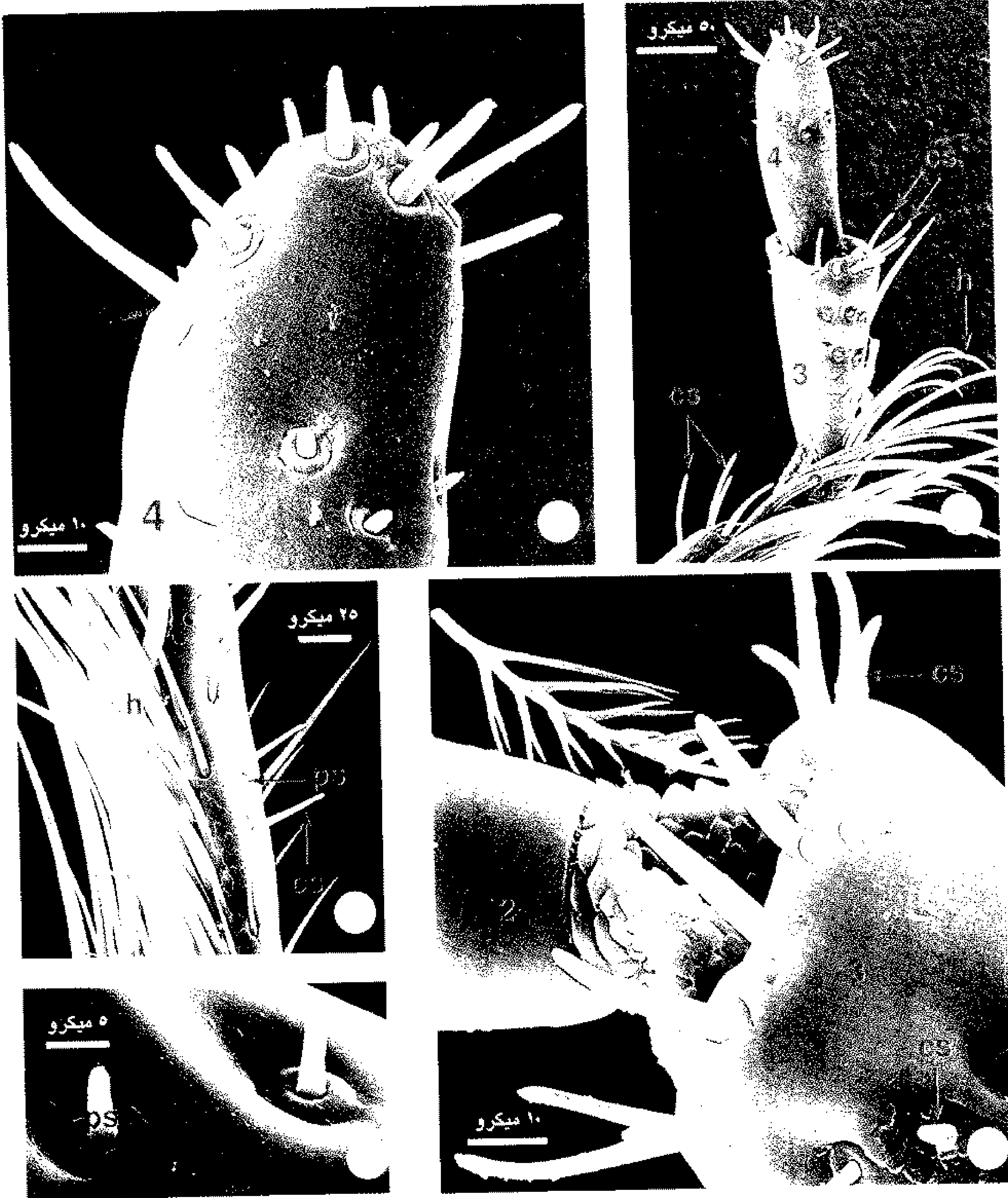


الشكل رقم (٢٩, ٥). ثلثي المساحة البعيدة من الجلوسا وهي تحمل أعضاء وتدية للتذوق كمستقبلات حسية (السهم) ترتكز على قواعد توجد على الجانبين الأمامي والخلفي. تمتد أربعة تفرعات شعيرية عصبية إلى المنطقة الطرفية للوتد، أما التفرع الخامس فيغذي عصبيا القاعدة (٤)،(١٩) وبالتالي فإنه يبدو أن أعضاء الحس هذه تعمل كمستقبلات حسية كيميائية وميكانيكية بالملامسة.

ثالثاً : كيف يستعمل النحل حاسة التذوق ؟

How bees use their sense of taste ?

يمكن أن ندرك حاليا التذوق في النحل بعدة طرق. يقوم النحل السارح بجمع السكريات والمركبات الاخرى، وقد لوحظ سلوكه في ذلك [٢٠]. فإذا ما لامست عقل الرسغ في الأرجل الامامية محلول سكري مناسب فإن الخرطوم يتمدد. كذلك ينتج أيضا عن تلامس طرف قرن الاستشعار تمدد الخرطوم [٢١].



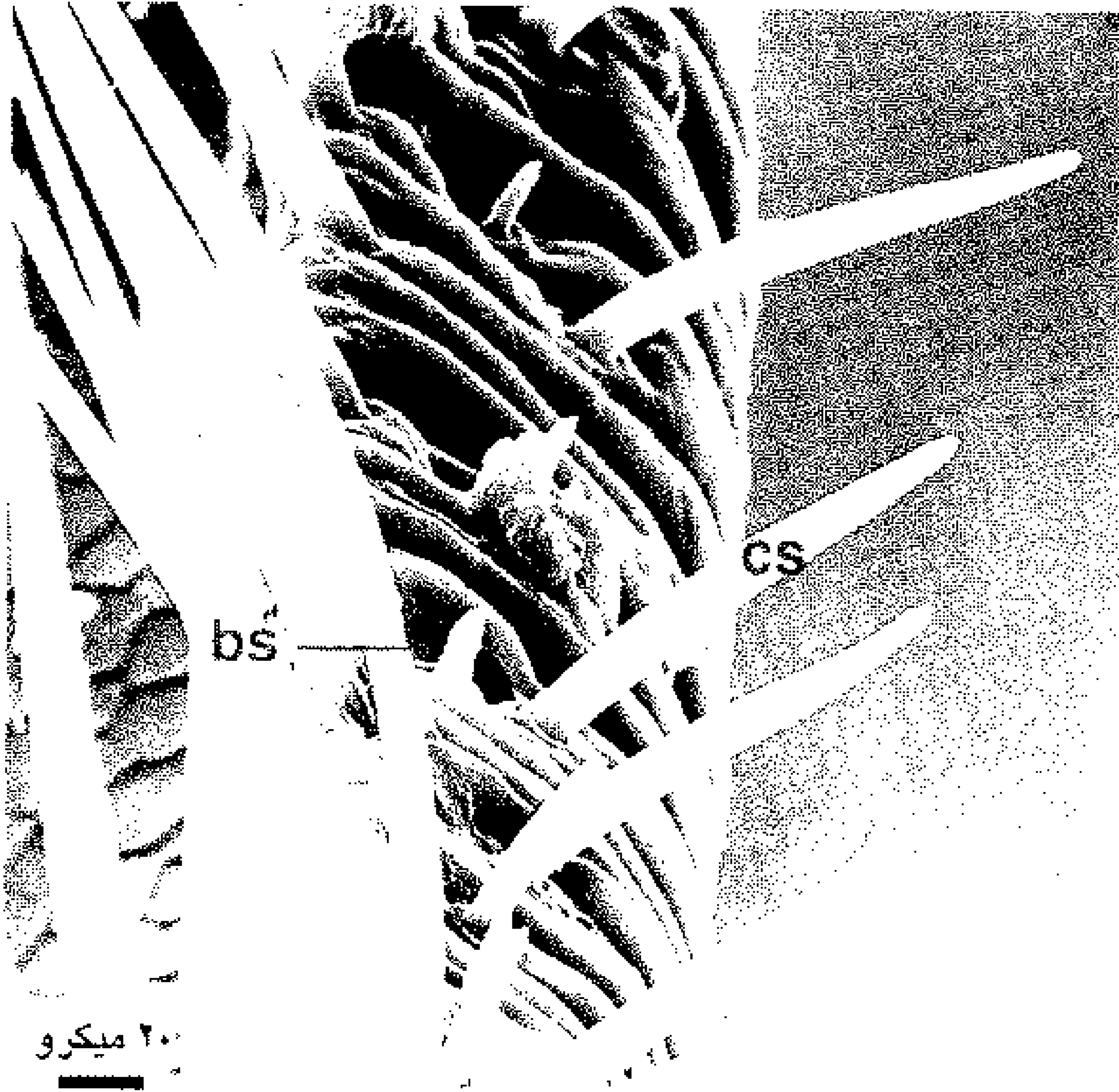
الشكل رقم (٣٠, ٥). (أ) جزء من العقلة الثانية ، والعقلتان الثالثة والرابعة من الملمس الشفوي لنحلة العسل. تحمل العقل الثلاث الثانية والثالثة والرابعة (٢، ٣، ٤) مستقبلات حس كيميائية فقط. تحيط حلقة من أعضاء الحس طرفي العقلة، بينما توجد أوتاد قليلة وقصيرة على الجدر الجانبية. توجد على العقلة الثانية أعضاء حس من نوع اشواك اللمس الميكانيكية وأعضاء حس مخروطية (انظر الشكل د) على طول الحافة الجانبية للعقلة. ويلاحظ أن أعضاء الحس المخروطية على العقلة الثانية غير مرئية في هذا الشكل حيث تختفي تحت شعيرات جليدية طويلة (h)ولكن يمكن رؤيتها في الشكل(د).

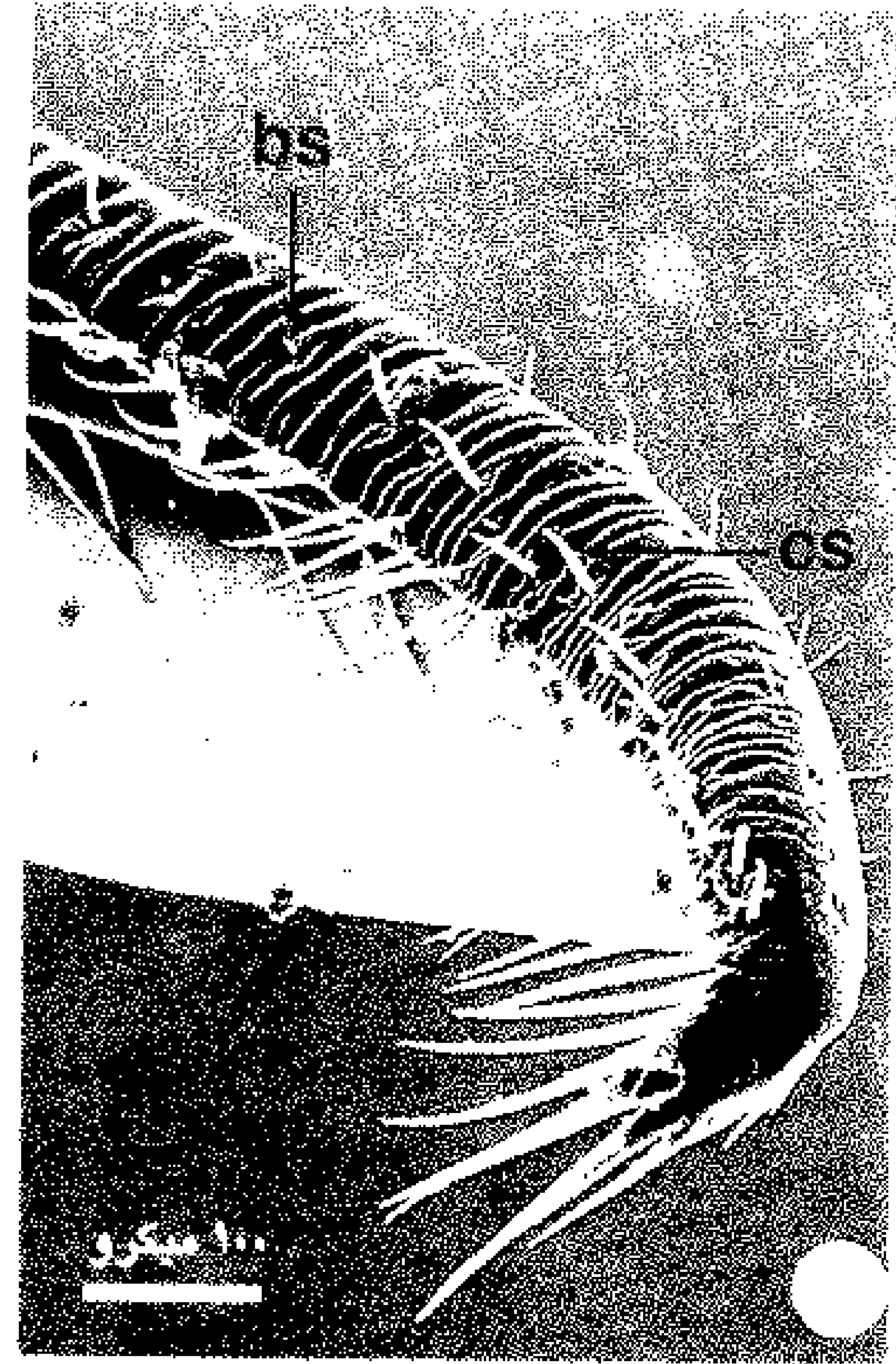
(ب) أعضاء الحس على طرفي الجزء البعيد من العقلة الشفوية ويلاحظ انها ذات أطوال متباينة. كل عضو حس يتم تغذيته عصبيا بخمسة خلايا عصبية (٤).

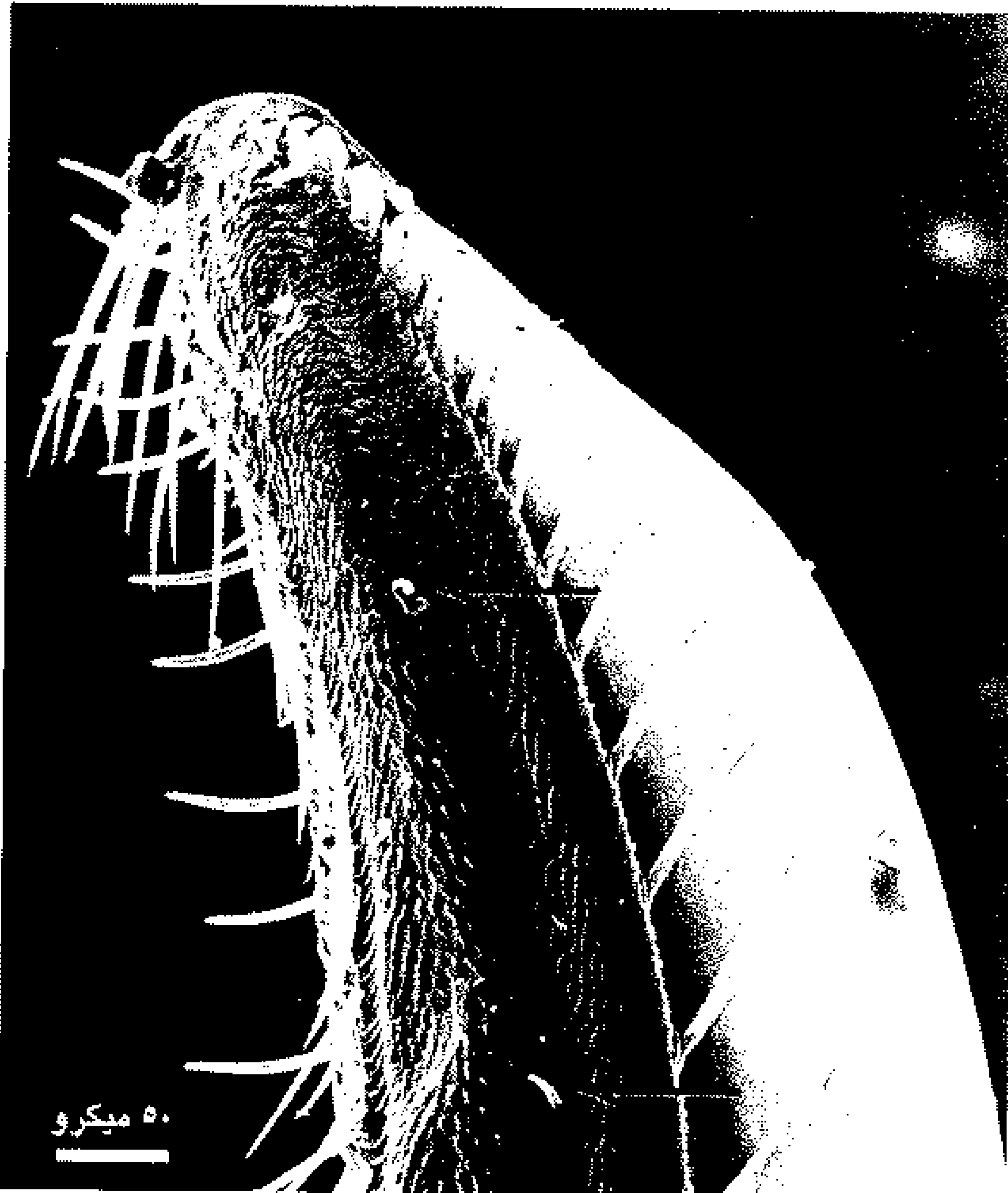
(ج) أعضاء الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية (CS)حول الجانب الخارجي من الحافة البعيدة للعقلة الثالثة (٣). توجد اعضاء الحس المخروطية (bs)منغمسة في الجليد بالجدار الجانبي (انظر الشكل هـ أيضا).

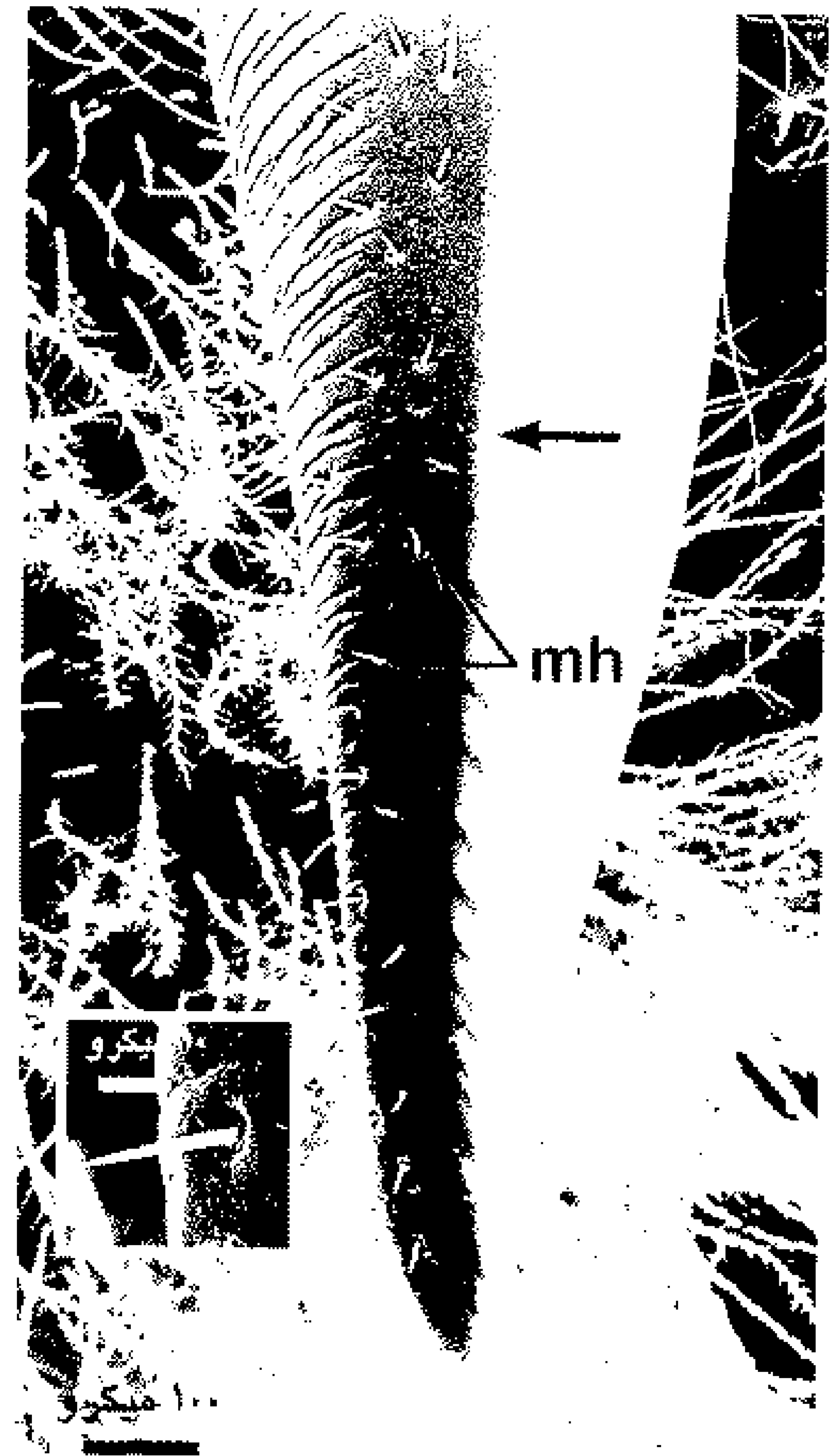
(د) أعضاء الحس المخروطية (bs) وأعضاء الحس من نوع اشواك اللمس الميكانيكية (CS) على الحافة الجانبية للعقلة الثانية.

(هـ) أعضاء الحس المخروطية (bs) على العقلة الثالثة (٣).







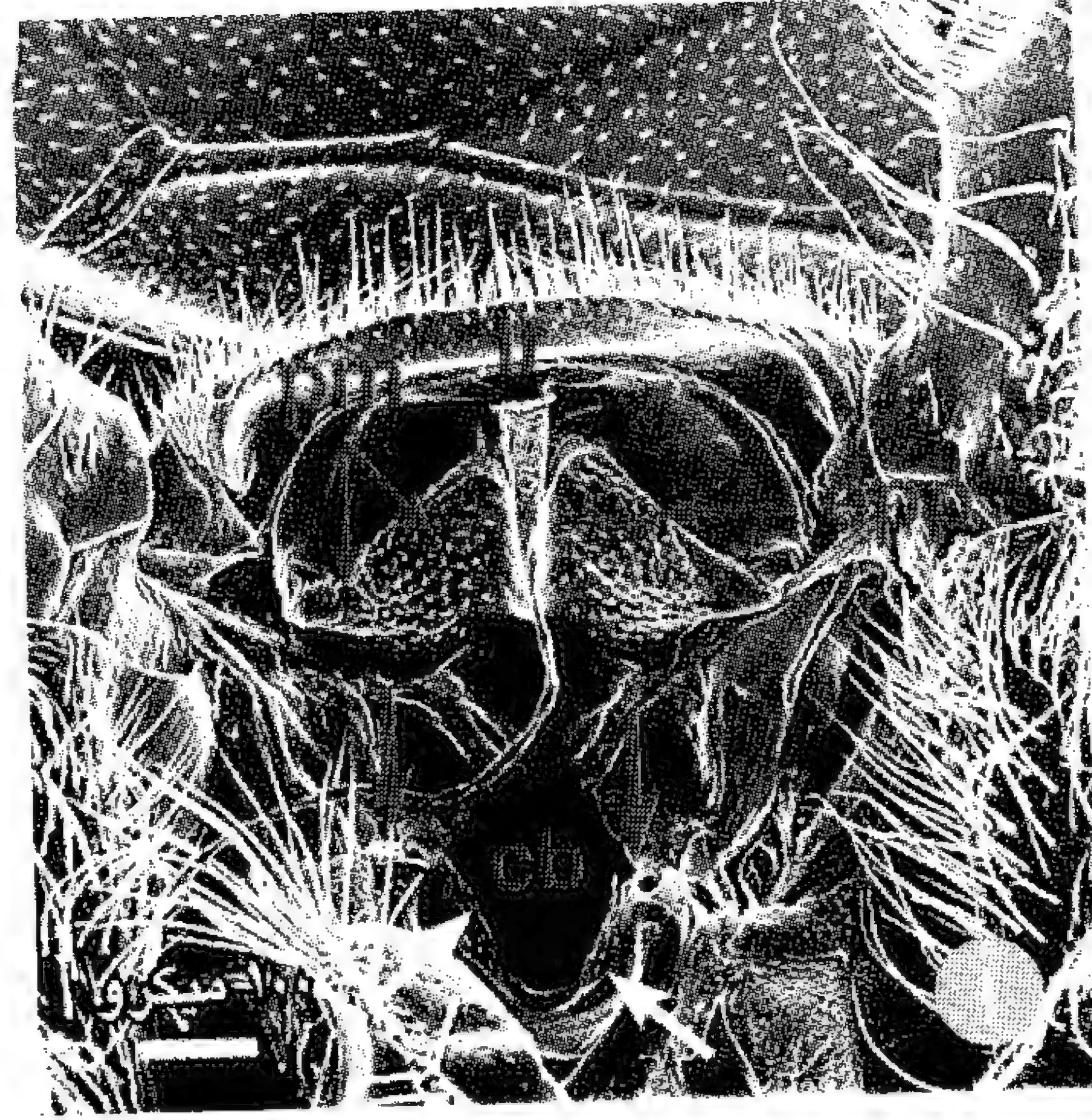


الشكل رقم (٥، ٣١). (أ) أعضاء الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية (CS) وأعضاء الحس المخروطية (bS) على الحافة الجانبية لثلثي الجاليا البعيد.

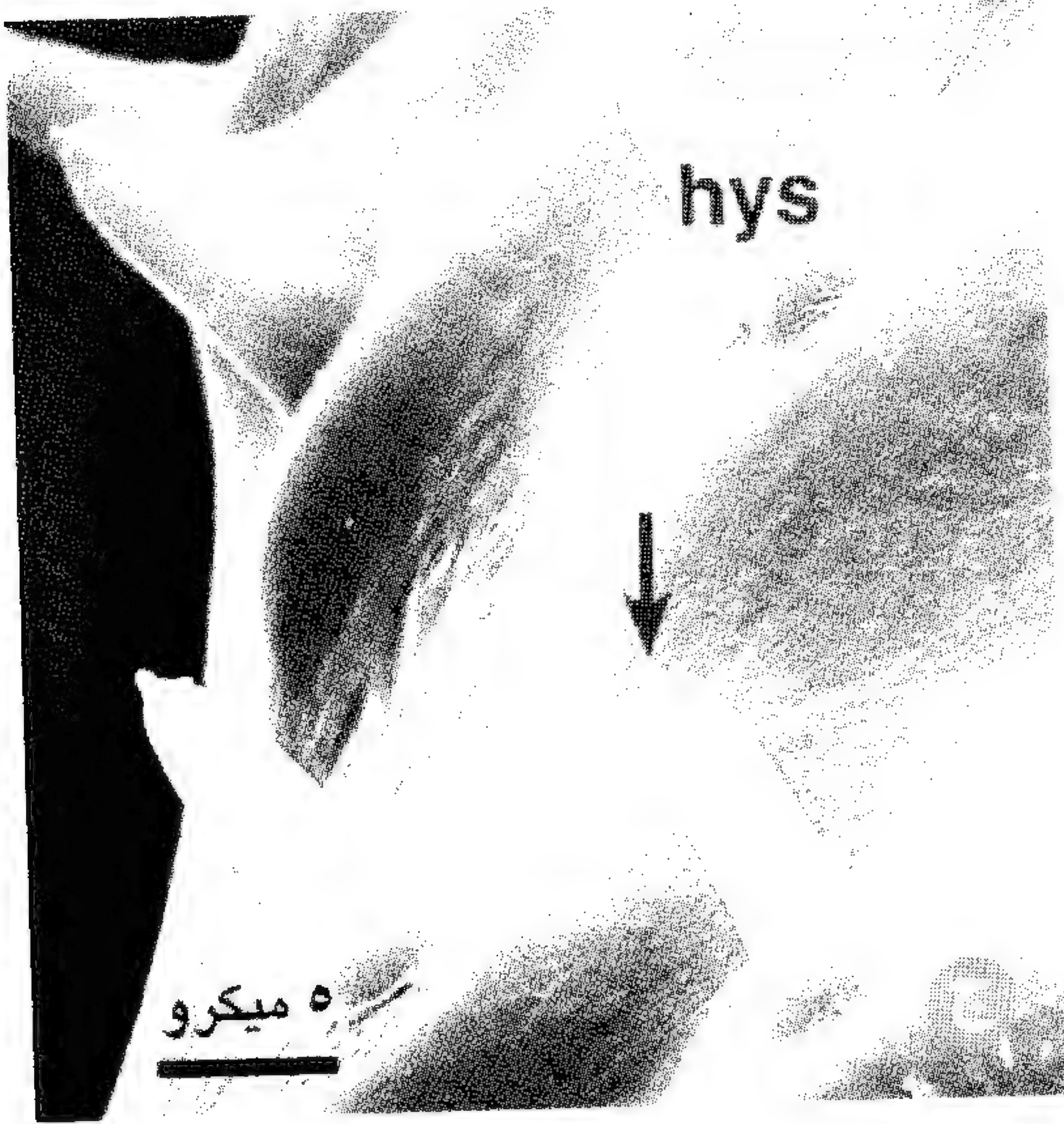
(ب) أعضاء الحس المخروطية (bS) تتبادل مع أعضاء الحس من نوع أشواك اللمس الميكانيكية (CS).

(ج) السطح الخارجي للجاليا يبين السلسلة الوسطى (السهم). توجد مستقبلات ميكانيكية قصيرة ومحدودة على السطح الداخلي للحافة (mh).

(د) يحمل السطح الداخلي للجاليا قليل من المستقبلات الحسية الكيميائية على طول هذا السطح (السهم)، مع وجود أعداد أكبر من المستقبلات عند القاعدة بالقرب من الملمس الفكي (انظر أيضا الشكل رقم ٢٥، ٥ج).







الشكل رقم (٥,٣٢). (أ)تجويف الفم مفتوح لبيان الشفة العليا (lr) والوسائد (epp)فوق البلعومية الموجودة تحتها. تم دفع أرضية التجويف بعيدا لإظهار مدخل الحلق (cb). تقع فتحات الغدد تحت البلعومية على جانبي هذه الفتحة (السهم البرتقالي اللون). لا تظهر أعضاء الحس المستقبلة الكيميائية الخاصة بتحت البلعوم في هذا الشكل ولكن موقعها موضح بالرسم بالأسهم الخضراء اللون. توجد أوتاد صغيرة الحجم جدا في الحشرة الحية تغطي سطح الوسائد فوق البلعومية ويقال أنها تتغذى عصبيا بواسطة خلية عصبية واحدة ويعتقد أن لها وظيفة مستقبلة ميكانيكية (١٩).

(ب) مدخل الحلق (cb)وتظهر مجموعتان من ٥٠ - ٦٠ عضو حس تحت بلعومي (hys) ، كما تظهر فتحات الغدد تحت البلعومية (الأسهم).

(ج) أعضاء الحس تحت البلعومية (hys) تشبه أعضاء الحس المخروطية بحلمات طرفية (السهم). تركيب هذه الأعضاء يشبه تركيب مستقبلات الحلق الموجودة في الحشرات الأخرى والمعروف بأن وظيفتها مستقبلات كيميائية بالملامسة. ويعتقد أن نفس الوظيفة توجد أيضا في النحلة أثناء مرور المواد إلى وفي الحلق

ويستعمل الانعكاس في سلوك السروح ، وتمدد الخرطوم في دراسة قدرة النحلة على تذوق السكريات المختلفة وذلك لتحديد عتبة الاستجابة Threshold of response (الحد الحرج للاستجابة وهو أقل تركيز للمحلول يمكن للنحلة أن تبدأ في الإحساس به وتميزه) ولاختبار الاستجابة للمركبات الأخرى. ويكفي المنبه في هذه الحالات لاحداث الاستجابة السلوكية Behavioral response . وقد تم إجراء القليل جداً من التسجيلات الكهروفسيولوجية لأعضاء حس فردية ، وترجع الصعوبة في هذه الحالة إلى صغر الحجم المتناهي لهذه التراكيب. اما عند نجاح عملية التسجيل ، فإنه يمكن تمييز استجابات الخلايا الفردية داخل عضو الحس ، وبالتالي نتعرف على الاستجابة المميزة للقليل من الخلايا المستقبلة الخاصة بالتذوق والموجودة على الملامس الشفوية وعلى فصوص الجاليا.

يتكون الرحيق الذي تجمعه النحلة من محلول مائي سكري يختلف تركيزه في مدى واسع جداً يتراوح ما بين ٥ - ٨٠ ٪ ، ولو أنه في معظم الحالات يتراوح ما بين ٣٥- ٤٥ ٪. ويعتبر السكر الثنائي ، السكروز ، هو السكر الغالب إن لم يكن الوحيد الذي يوجد في بعض أنواع الرحيق ، ولكن بعض أنواع الرحيق تحتوي في الغالب على نسب متساوية من السكروز والسكريات الأحادية الأخرى كالجلوكوز ، والفركتوز ، بينما في البعض الآخر من الرحيق يتكون معظمه من الجلوكوز والفركتوز. وقد توجد آثار من سكريات أخرى مثل المالتوز Maltose والميليبيوز Melibiose والرافينوز Raffinose والميليزيتوز Melezitose بالإضافة إلى ماسبق ، توجد كميات قليلة جدا من مركبات أخرى مثل المركبات الآزوتية والأحماض العضوية والدهون والأملاح المعدنية والفيتامينات

المركبات العطرية، ولكن هذه المركبات جميعها تشكل اقل من ٢٪ من الرحيق. ويتم جمع الندوة العسلية التي تفرزها الحشرات الماصة للعصارة النباتية (مثل المن) أيضا بواسطة النحل. وتحتوي هذه الندوة على نفس مكونات الرحيق، ولكنها يمكن أن تحتوي أيضا على سكر التريهالوز Trehalose (سكر ثنائي يعتبر سكر الهيمولمف في معظم أنواع الحشرات) والسكر الثلاثي ميليزيتوز Melezitose. ويحمل الرحيق أو الندوة العسلية في معدة العسل (الحوصلة) إلى العش أو خلية النحل لإنضاجه إلى عسل.

تفرز الإنزيمات بواسطة الغدد تحت البلعومية وتتضمن إنزيمي الانفرتاز Invertase (أو الفا جلوكوسيداز (a-glucosidase) وجلوكوز اكسيداز Glucose oxidase ويضافا إلى الرحيق. يقوم انزيم الانفرتاز بتحويل سكر السكروز إلى مكوناته السكرية، الجلوكوز والفركتوز. وهذه العملية من الاهمية بمكان في إنتاج وتخزين العسل، حيث أن تحويل سكر السكروز إلى الجلوكوز والفركتوز على درجة حرارة الخلية يجعل من الممكن إنتاج محلول مركز جدا من السكريات يصل تركيزه عادة إلى أكثر من ٨٠٪. وعلى درجة حرارة الخلية (٣٠° م) تزيد درجة ذوبان الجلوكوز في محلول من الفركتوز بدرجة ملحوظة إذا ارتفع تركيز الفركتوز إلى أعلى من ١,٥ جرام لكل جرام واحد من الماء [٢٢]. ونتيجة زيادة تركيز الفركتوز فإن جرام واحد من الماء يمكن أن يحمل ١,٢٥ جرام من الجلوكوز؛ وهي كمية تعادل ضعف الكمية التي يمكن أن تذاب في محلول مخفف من الفركتوز، وبذلك يمكن إنتاج غذاء ذو تركيز عالي للتخزين. وبصرف النظر عن قيمة الطاقة العالية للمنتج المخزن (٣٠٤٠كيلو كالوري / كيلو جرام [١٢])، فإن العسل الناضج تماما يكون محميا من فعل الميكروبات الضارة نتيجة انخفاض محتواه المائي، وبالتالي فإن تخليق البيئة الماصة للرطوبة Hygroscopic environment يسرع من نزع الماء من معظم البكتيريا والخمائر التي قد تتواجد في العسل الناضج، وبذلك تسمح للعسل المغطى في العيون السداسية بأن يظل مخزناً في القرص بدون أي تدهور أو فساد. وتجدر الإشارة أن الرحيق المجموع طازجا من الأزهار يكون مخففاً، ويؤدي ذلك إلى أن يصبح بيئة نموذجية لنمو الكائنات الحية الدقيقة، أما في العسل الذي يتراوح تركيز السكر فيه ما بين ٢٣٪ و ٣٠٪، فإن إنزيم جلوكوز أكسيداز يحفز أكسدة الجلوكوز لتكوين حمض الجلوكونيك Gluconic acid وفوق أكسيد الهيدروجين Hydrogen peroxide اللذان يعملان كمضادات للبكتيريا. وينخفض نشاط إنزيم الجلوكوز أكسيداز تدريجيا بزيادة تركيز الجلوكوز، ويتوقف عندما تتم عملية التحويل.

في اختبارات السروح، حيث يوجد بالنحل حوالي ٣٤ نوعا من السكريات المختلفة أو مواد مرتبطة بالسكريات، يلاحظ أن ٣٠ منهم ذوي مذاق حلو للانسان ولكن يقبل النحل منهم سبعة أنواع فقط [٢]. فإذا قدم للنحل تركيزات منخفضة تدريجيا من احد المركبات (تركيزات تنازلية)، فإن القيمة المحددة التي تبين عتبة القبول (الحد الحرج للتركيز الذي يمكن أن يقبله النحل) تصل إلى أقل من تركيز المحلول الذي تم جمعه من فترة وجيزة. أما السبعة أنواع من السكريات فهي تنازليا حسب درجة حلاوتهم بالنسبة للنحل كالآتي: السكروز= المالتوز< التريهالوز =الجلوكوز = الفركتوز< الفا- ميثايل جلوكوسيد < ميليزيتوز. ويوجد خمسة من هذه السكريات في الرحيق وفي الندوة العسلية بكميات يمكن تقديرها وهي :السكروز والجلوكوز والفركتوز في الرحيق. وهؤلاء الثلاثة مع التريهالوز و الميليزيتوز في الندوة العسلية. ومن الواضح أن المالتوز و الفا – ميثايل جلوكوسيد لهما طعم حلو للنحل، بالرغم من أنهما لايشكلا جزءً من غذائه. ومع ذلك فإن النحل قادر على استعمال كل هؤلاء السبعة أنواع من السكريات في عمليات الأيض بداخله. ويلاحظ أن معظم السكريات المرفوضة من النحل ذات قيمة غذائية بسيطة أو عديمة القيمة له [١٣].

عندما اختبر النحل السارح بتسعة عشر مركباً لاسكري ولكنهم ذوي مذاق حلو بالنسبة للإنسان، بما فيهم مركبات صناعية حلوة المذاق، لم يتقبل النحل أي منهم. فإذا لم يقم النحل بجمع أي منهم، فإن ذلك يعني أن النحل لم يمكنه تذوق هذه المركبات المختبرة أو أنهم لم يكونوا حلوى المذاق بدرجة كافية، أو أنهم كانوا طاردين للنحل. وإذا أضيفت المادة المختبرة لمحلول سكروز ضعيف، فإن هذه هي الحالة الوحيدة التي تجعل المحلول السكروزي أكثر قبولاً للنحلة ويستنتج من ذلك أن المادة المختبرة ليست حلوة بدرجة كافية تجعل النحل يقوم بجمعها. أما إذا كان المحلول السكروزي غير مقبول للنحلة. فإن ذلك يعني أن المادة المختبرة تعتبر طاردة للنحل. وإذا كانت المادة المختبرة لم تسبب أي اختلاف في استجابة النحل للمحلول السكروزي فإنها من المفترض الا تكون ذات طعم حلو للنحل. وباستخدام هذه المعايير، وجد أن جميع المواد المختبرة التسعة عشر لم تظهر كمركبات حلوة المذاق للنحل، فالمركبات الحلوة الصناعية، مثل السكارين Saccharin، لم يظهر حلاوته للنحلة. ومن الغريب أنه إذا وجدت هذه المركبات بتركيزات عالية

فإنها تسبب الطعم المر لإنسان، وبذلك فإنها تكون مواد طاردة أيضا. ليس لكل أنواع الحشرات مدى استجابة واحد للسكريات؛ فمثلا للحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة مدى استجابة أوسع بكثير من الحشرات الأخرى.

وقد أظهرت التسجيلات الكهروفسيولوجية للمستقبلات الكيميائية المنفردة الموجودة على الملامس الشفوية [٢٤] (الشكل رقم ٣٠,٥) وعلى الجاليا [٢٣] (الشكل رقم ٣١,٥) وجود خلايا مستقبلة تستجيب للتنبيه بالسكروز والفركتوز والجلوكوز. ولم تختبر باقي أنواع السكريات. وقد وجد أن حجم الاستجابة للخلايا ذات الحساسية للسكريات هي علاقة خطية مرتبطة بلوغاريتم تركيز المحاليل السكرية، وهنا تنتج أكبر استجابة في الخلايا المختبرة مع السكروز. ويعني الاستجابة للجرعة أو التركيز أن الخلايا قادرة على إرسال إشارات عن التركيزات النسبية للسكريات المنبهة.

كثيرا ما يكون لخلايا مستقبلات السكر أكثر من نوع واحد من مواقع الاستقبال لجزيئات السكر على أغشيتها. وهناك بعض الدلائل التي تشير إلى هذه الحقيقة بالنسبة لخلايا مستقبلات السكر في النحل. وتتفاعل سكريات البيرانوز Pyranose sugars ذات الحلقة السداسية (مثل الجلوكوز) مع ما يسمى موقع البيرانوز Pyranose– site، بينما يتفاعل الفركتوز بالدرجة الثانية من موقع القبول المسمى موقع الفيورانوز Furanose – site ، الذي يربط السكريات بحلقة خماسية [١٥]. وإذا نبهت النحلة بخليط من الجلوكوز والفركتوز، فإن الاستجابة تكون تجميعية، أما خليط السكروز مع الجلوكوز فلا يكون تجميعياً ولكنه يكون أصغر من المتوقع، ويرجع ذلك إلى الحقيقة التي مفادها أن جزيئات الجلوكوز والسكروز تتنافس على مواقع قبول البيرانوز. ولا يعني وجود أكثر من درجة لموقع القبول أن نوعين من السكر يمكن التمييز بينهما بواسطة الخلية حيث إنها تزيد مدى الاستجابة للسكريات. وينتج عن تنبيه أي موقع قبول على الغشاء حدوث فقدان استقطاب للخلية وتوليد السيالات العصبية.

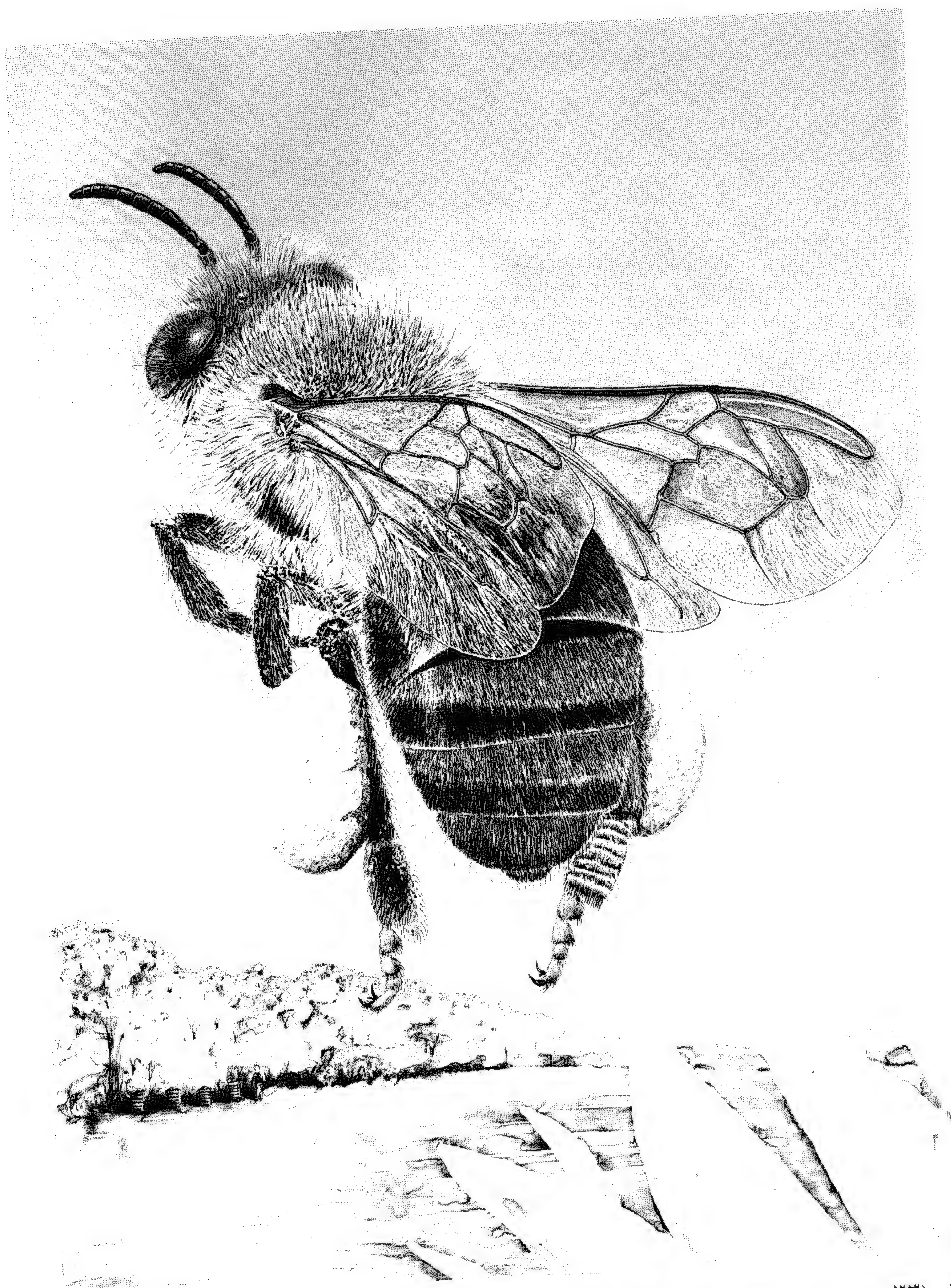
وقد وجد أن خلية واحدة من الخلايا الموجودة بعضو الحس المختبر على الجاليا هي الخلية المفضلة للسكر Sugar best cell. وتوجد خلية ثانية حساسة للمحاليل الملحية، وبالذات كلوريد الصوديوم وكلوريد البوتاسيوم. وقد أظهرت الاختبارات السلوكية أن النحل حساس للمواد ذات الطعم المر مثل كوينين Quinine ومحاليل السكروز المرفوضة بعد إضافة الكوينين لها، ولو أنه لم يتم إجراء أي تجارب كهروفسيولوجية على النحلة باستعمال المركبات ذات الطعم المر. وقد أظهرت جميع أعضاء الحس التي اختبرت على الجاليا والشفة السفلى وجود خلية مستقبلة ميكانيكية يمكن تنبيهها عندما يميل عضو الحس في أي اتجاه. ولم يوجد حتى الآن خلايا مفضلة للماء في النحلة، وقد يرجع ذلك إلى أن أعضاء الحس على أجزاء الفم التي اختبرت كانت قليلة جداً.

وعلى أساس الدراسات السلوكية، يظهر أن الإحساس بالتذوق يقل حوالي ٣٠٠ مرة عن الإحساس بالشم في كل من النحل والإنسان، ولكن يختلف في النحل والحشرات الأخرى عن الإنسان في أن حدود عتبة التذوق يمكن أن تختلف باختلاف حالة تغذيتهم؛ فمثلا للحشرة الجائعة عتبة تذوق منخفضة [١٣]. وفي العادة، تجمع النحل أنواع من الرحيق تحتوي على نسب سكر تتراوح ما بين ١٠٪ و٧٠٪. وعندما يكون السروح جيدا، توجد للنحلة عتبة سلوكية عالية نسبياً للسكريات؛ حوالي ٣٤٪ للسكروز [١٣]. وكما هو معروف يتراوح نسبة السكر في الرحيق ما بين ٥٠٪ و٨٠٪ بينما يخزن العسل عند ٨٠٪، لذلك فإنه مضيعة للطاقة بالنسبة للنحلة عندما تجمع رحيق مخفف جداً، حيث يحتاج إلى مجهود كبير لتركيزه في الخلية. ويختبر الرحيق بواسطة مستقبلات أجزاء الفم قبل جمعه. وتحت ظروف السروح الجيد، يقبل النحل أنواع الرحيق ذوي التركيزات العالية نوعا من السكر فقط. أما في أوقات السروح المتفرق والقليل، فإن العتبة السلوكية لجمع الرحيق تنخفض إلى أن تصل إلى ٤٪ تركيز للسكروز [٨]، [٢٠]، [٢٥]. وقد وجد أن نظام التغذية الإسترجاعية بين النحل السارح والنحل القاطن بالخلية يسمح للنحل السارح برصد تركيز الرحيق الذي جمعه بالمقارنة بتركيز الرحيق الذي جمعه النحل الآخر، حيث توجد مجموعة من النحل متخصصة في استقبال ما يفرغه النحل السارح من رحيق عند عودته للخلية. ويختبر هذا النحل الرحيق الذي يصل للخلية من مجاميع متباينة من النحل، ويكون في وضع يسمح له بمقارنة درجات حلاوة احمال الرحيق المختلفة الواردة، وبالتالي يمكن أن ينظم سلوكهم تجاه النحل السارح الذي يفرغ محتويات معدة العسل مما بها من رحيق. وعند وصول النحلة السارحة ومعدة العسل بها مليئة بالرحيق، تتقدم منها النحلة المستقبلة، فتقوم النحلة السارحة بإرجاع قطرة من الرحيق بين أجزاء فمها وحينئذ تقوم النحلة المستقبلة بمد خرطومها لتناولها. وتقوم النحلة السارحة بتفريغ ما لديها من رحيق مركز نسبياً بسرعة (في أقل من ٤٠ ثانية). وهذا النحل السارح يتم تنبيهه ليرقص موضحا للنحل الآخر

مصدر الغذاء. وعلى العكس مما سبق، فإن النحل الذي يحمل رحيقاً مخففاً نسبياً، بالمقارنة بباقي الرحيق الذي تم حمله داخل الخلية، يقوم بتفريغ حمله ببطء و يعطي هذا الرحيق لكثير من النحل المستقبل. وفي هذه الحالة فإن النحل السارح لا يتم تنبيهه وبالتالي لا يؤدي رقصات توضح مصدر هذا الرحيق المخفف نسبياً. بل يمكن أن يتنبه هذا النحل نفسه بواسطة نحل آخر لمصادر سروح أخرى تحتوي على رحيق مركز نسبياً. وحيث أن استجابة النحل المستقبل ترتبط بوفرة الرحيق المحمول (إذا وجد تدفق شديد للرحيق نحو العش)، فإن هذا النحل المستقبل تكون له اختيارية أكثر لسرعة تفريغ الحمل من النحل العائد من السروح. أما إذا انخفض التدفق فإن النحل السارح يمكن أن يحمل رحيقاً أكثر تخفيفاً و يصبح أكثر قبولاً داخل الخلية. بهذه الطريقة، يمكن لطائفة النحل عموماً أن تتعامل مع التغيرات في إنتاج الرحيق على مساحة واسعة من الأراضي المنزرعة، كما يكون النحل السارح أكثر مرونة في استجاباته للتركيزات المختلفة من أنواع الرحيق. وعندما تحدث سخونة في الخلية أكثر مما ينبغي، يزداد الطلب على الرحيق الأكثر تخفيفاً أو الماء الذي يجلبه النحل لتبريد عش الحضنة ويلاحظ أن معدل تفريغه من النحل السارح بواسطة النحل المستقبل يكون سريعاً وبمعدل أعلى منه في حالة جلب الرحيق المركز. ويتطوع النحل السارح في جلب الماء أو الرحيق المخفف إلى أن تخف حدة درجة الحرارة وتزول الأزمة [٨]،[٢٥]. وتحتاج الاستجابة المرنة إلى كل من القدرة على تذوق الرحيق وإرسال إشارات للجهاز العصبي المركزي عن تركيزه، وتطويع العتبات السلوكية Behavioral thresholds التي عندها تصبح السكريات مقبولة. وكلتا الصفتان موجودتان في النحل.

وتجدر الإشارة إلى عدم تفهم دور مستقبلات التذوق على الرسغ وقرن الاستشعار في تغذية النحلة على وجه الدقة؛ فتنبيه عقل الرسغ أو قرون الاستشعار بمحلول سكري ينتج عنه امتداد الخرطوم، كما يحدث في كثير من الحشرات التي تتغذى على السكريات. في بعض الحشرات مثل ذبابة السروء Blowfly، يوجد سلسة من السلوك، حيث ينخفض الخرطوم عندما تجد مستقبلات عقل الرسغ مصدرا للمحلول السكري أو الماء في حالة الذبابة الظمآنة. وعند تلامس الشعيرات الموجودة على خرطوم ذبابة السروء الغذاء تنبسط فصوص الخرطوم، وهنا يؤخذ الغذاء بواسطة حلمات التذوق على الفص الخارجي المنبسط، وإذا ما كان الغذاء مناسباً، فإنه يمتص إلى تجويف الفم ومنه إلى المريء. أما في النحلة، يمتد الخرطوم في أحوال كثيرة قبل أن تهبط على الزهرة، وهذا غالباً لا يعتمد على تنبيه عقل الرسغ. لذلك فإنه من غير الواضح المنبه الذي يؤدي إلى إمتداد الخرطوم برغم أن روائح الأزهار فقط يمكن أن تؤدي إلى إمتداد الخرطوم. ومن الممكن أن يلعب اللون دوراً في ذلك. وقد وجد أن المستقبلات على قرون الاستشعار وعقل الرسغ لها عتبة منخفضة جدا للسكريات قد تصل إلى تركيز ٠,٠٦ ٪، ولكن دورها في عملية جمع الرحيق لازال غير معروف.

من المعروف جيدا العوامل الفسيولوجية التي تتحكم في تنظيم الوجبات الغذائية في بعض أنواع الحشرات التي يغطى فيها الغذاء احتياجاتها، كما هو الحال في الذبابة والجرادة. ففي الذبابة، يمر المحلول الفسيولوجي إلى الحوصلة التي تصبح منتفخة وبالتالي تنبه مستقبلات التمدد في الشبكة العصبية في الحوصلة. وقد أمكن ملاحظة أيضا تمدد المعي الأمامي. ويمد نشاط مستقبل التمدد التغذية الاسترجاعية السلبية التي تزيد عتبة القبول السلوكية للسكريات عبر الجهاز العصبي المركزي وبالتالي تنهي عملية التغذية. وينتج عن التفريغ التدريجي للحوصلة ومرور السكريات للخلف إلى المعي الأمامي ثم بعد ذلك إلى المعي الأوسط ينتج إنخفاض في نشاط مستقبل التمدد الذي يؤدي في النهاية إلى خفض عتبات القبول وزيادة النشاط الحركي لإيجاد الغذاء [٢٦]. و لم يتم حتى الآن دراسة العوامل الفسيولوجية التي تؤدي إلى الانتهاء من عملية جمع الرحيق في شغالة نحل العسل. فعند العودة إلى العش، تفرغ النحلة ما تحمله من رحيق بسرعة بالرغم من أن ذلك لا يعتمد على نوعية محتويات معدة العسل فيها. أما عملية تفريغ معدة العسل فإنها من المفترض أن تنبه إعادة بدء عملية السروح لجمع المزيد من الغذاء، ولكن للمرة الثانية فإن الآليات التي تتحكم في ذلك غير معروفة. وقد أجريت العديد من الدراسات عن العوامل التي تؤثر علي كفاءة عملية سروح النحلة لجمع الغذاء ولكنها لم تتعرض للآليات الفسيولوجية التي تتحكم في عمليتي جمع وتخزين الطعام أو تلك التي تعمل على إفراز غذاء اليرقات والملكة والشغالات والذكور الصغيرة. ويجب إجراء المزيد من الدراسات عن فسيولوجيا التغذية في النحل.



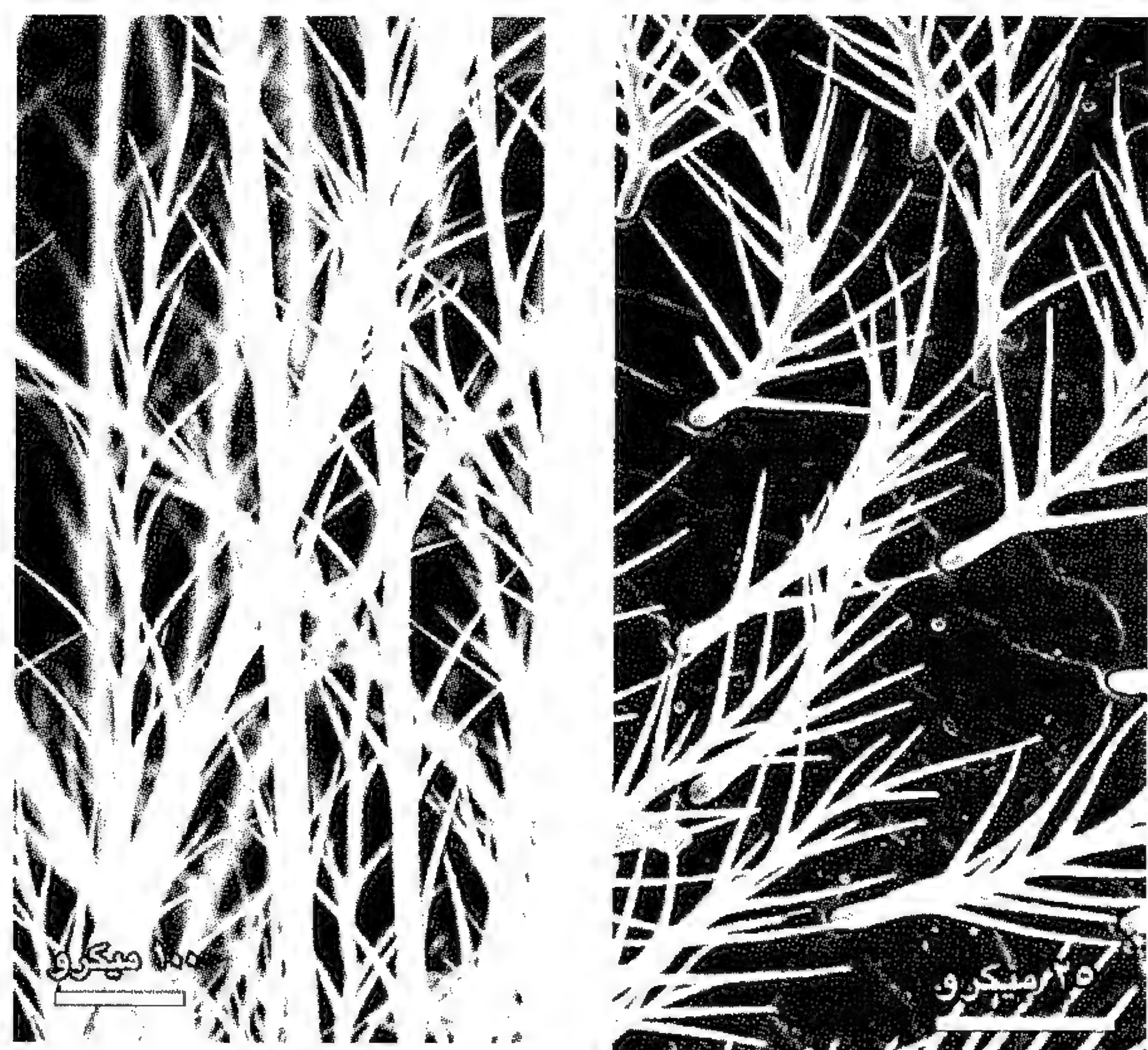
الشكل رقم (٥,٣٣). جامع حبوب اللقاح يعود إلى الخلية محملا بما جمعه من حبوب لقاح في سلتيه بزوج الأرجل الخلفية.

التغذية : (٥,٣) جمع حبوب اللقاح
Collecting the Pollen

بالإضافة إلى الرحيق، تعتبر حبوب اللقاح ضرورية في تغذية نحل العسل، حيث تمدها بالبروتين في طوري اليرقة والحشرة الكاملة. تحتوي حبوب اللقاح على ٦-٢٨٪ بروتين، بالإضافة إلى نسبة من الدهون تصل إلى ٢٠٪ بما فيها أشباه الدهون (الاسترولات)، التي تعتبر أيضا مهمة في عملية التغذية [٧]، [٢٧]. وتعتبر الاسترولات ضرورية في تخليق الكوليسترول بواسطة النحلة. وتوجد مكونات أخرى بكميات متباينة مثل النشا والسكر والأملاح المعدنية والفيتامينات المختلفة.

وقد اظهرت الدراسات التفصيلية للنحل السارح أنه برغم أن معظم نحل الطائفة يقوم بجمع الرحيق، فإن البعض منه (قد يصل إلى ٢٥٪منه) يجمع حبوب اللقاح، والبعض الاخر (حوالي ١٧٪) يجمع كل من حبوب اللقاح والرحيق [٧]. لاتخزن حبوب اللقاح بكميات كبيرة، وترتبط اعداد مرات السروح لجمع حبوب اللقاح باحتياجات الطائفة؛ فقد وجد ان تربية الحضنة تنبه عملية جمع حبوب اللقاح، ومن الممكن ان يحفز ذلك وجود فرمون الحضنة [٨]. (الشكل رقم ٥,٣٣) يبين النحلة الجامعة لحبوب اللقاح عند تركها للزهرة.

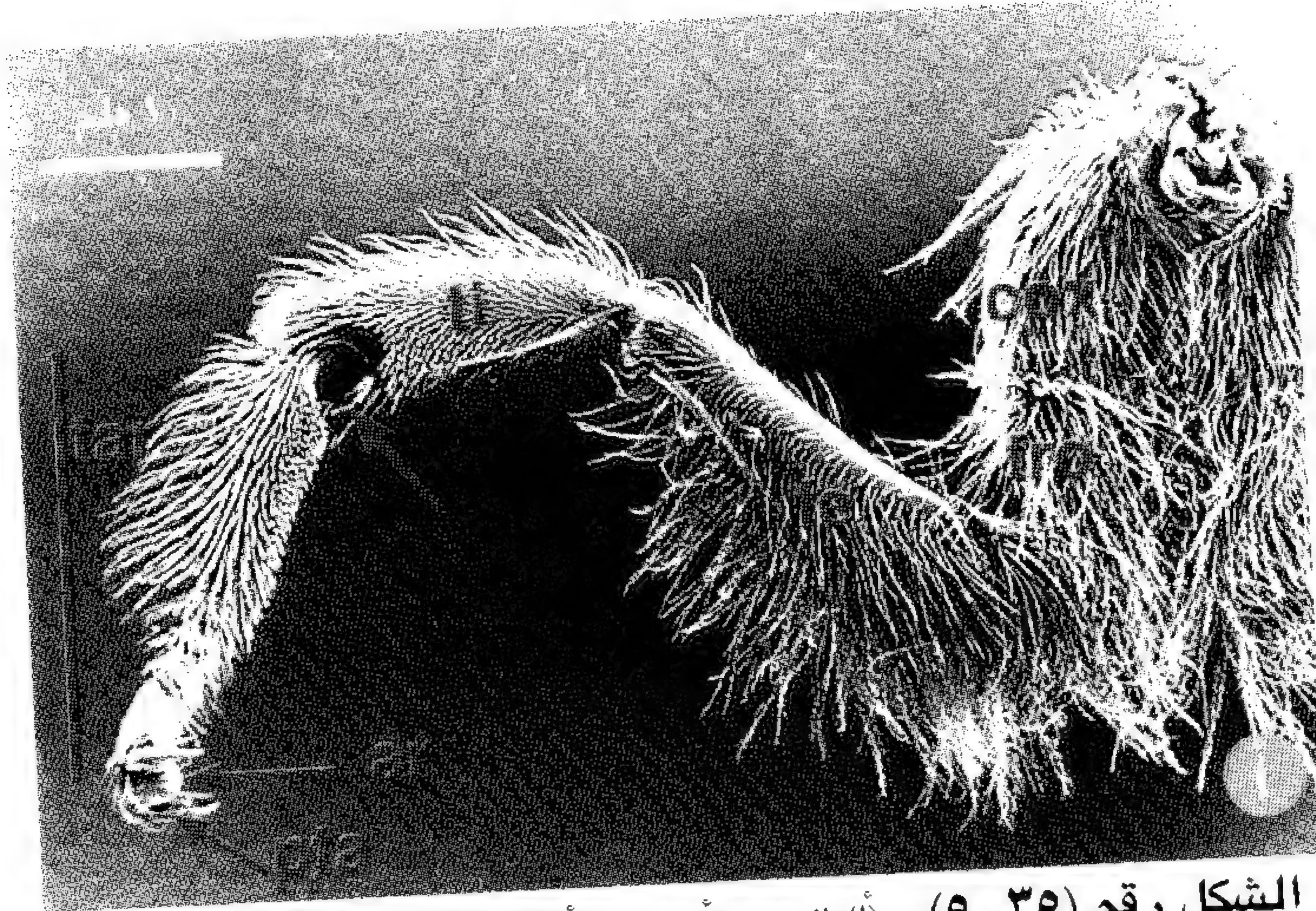
تنتج الانثريدات (الانثريدة جزء من السداة في الزهرة المحتوي على حبوب اللقاح) حبوب اللقاح في الزهرة، وتقع عند النهاية الخارجية للسداة Stamen. وعندما تنضج حبوب اللقاح ينشق جدار السداة وتظهر حبوب اللقاح، ويجمعه النحل بعدة طرق تعتمد على تركيب الزهرة. فقد يقرض النحل الأسدية ليحرر حبوب اللقاح ثم يجذبها تجاه جسمه باستخدام الأرجل الإمامية ليصطادها على الشعيرات التي تغطي الصدر والأرجل. وقد تسير النحلة على طول العنقود الزهري Flower spike لتهز حبوب اللقاح وتنثرها على شعيرات جسمها، وقد تختار ان تفتح الازهار المغلقة بواسطة أرجلها الامامية لتصل إلى داخلها لتلتقط حبوب اللقاح بأجزاء فمها وأرجلها الأمامية. وقد يقوم النحل الجامع للرحيق بجمع حبوب اللقاح ايضا على أجزاء جسمه المختلفة عند بحثه على أماكن تواجد الرحيق بالزهرة [١١]. وقد تلتصق حبوب اللقاح الخشنة وأحيانا اللزجة بالشعيرات الطويلة الاسطوانية التي تغطي معظم أجزاء جسم النحلة. وتنقسم هذه الشعيرات لتبدو ذات مظهر ريشي Feathery appearance (الشكل رقم ٥,٣٤) مما يسهل صيد والتقاط حبوب اللقاح.

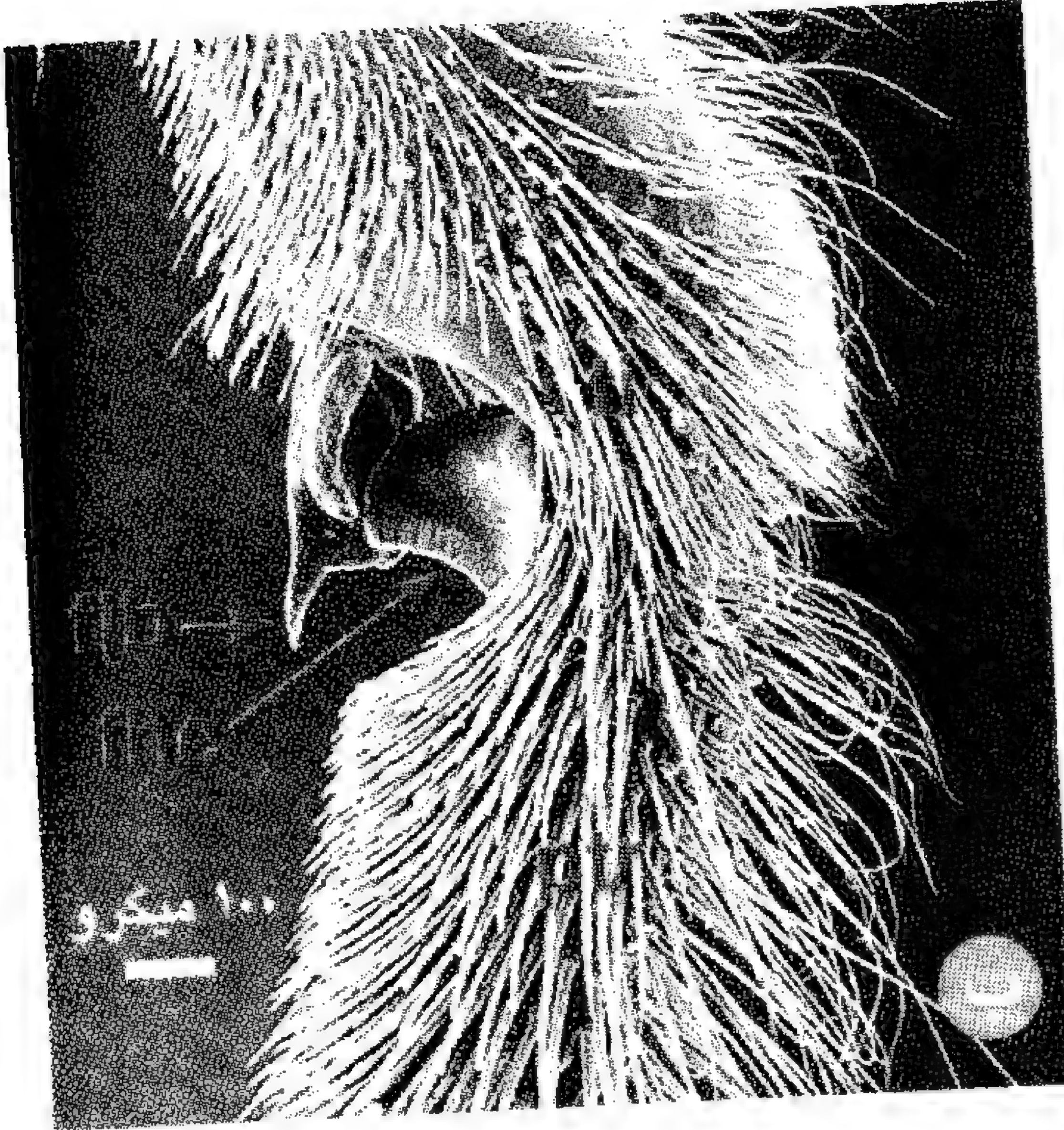


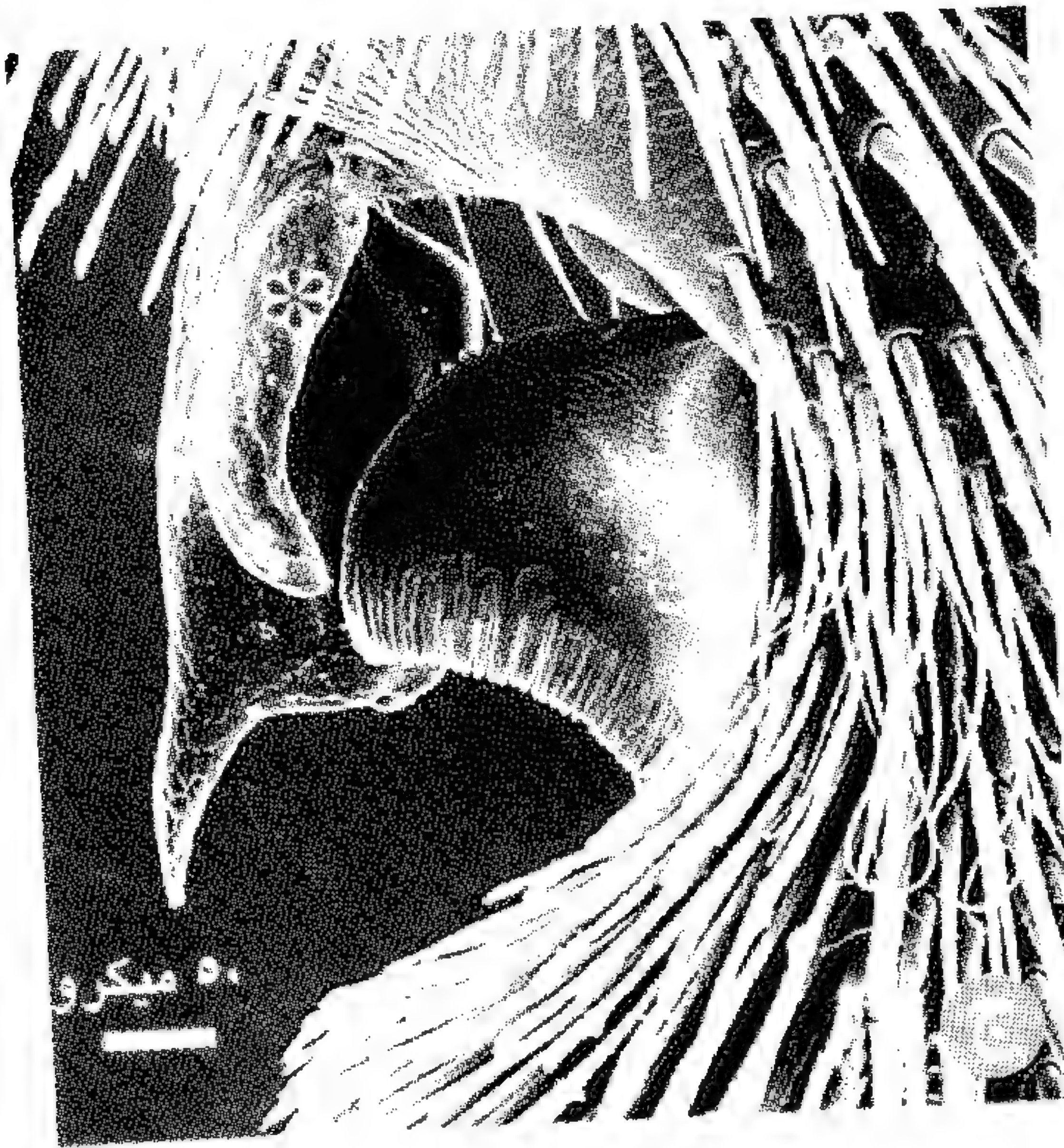
الشكل رقم (٥,٣٤). (أ)، (ب) نماذج من الشعيرات التي توجد على جسم نحلة العسل.

يمكن للنحلة أن تجمع كميات جوهرية من حبوب اللقاح على هيئة كتلة يصل وزنها إلى حوالي ٣٠ ملليجرام كما هو مسجل بالتقارير العلمية، ولذلك قد تزور النحلة عددا كبير من الازهار حتى تجمع هذه الكتلة.

كيف يقوم النحل ينقل حبوب اللقاح إلى الخلية ؟. للإجابة على هذا السؤال من الضروري التعرف على بعض المعلومات عن تركيب الأرجل في النحلة. لكل رجل من الثلاثة أزواج ست عقل: الحرقفة Coxa التي تتمفصل مع الصدر، والمدور Trochanter والفخذ Femur والساق Tibia والرسغ Tarsus ومقدم الرسغ Pretarsus (الأشكال رقم ٥,٣٥ ؛٥,٣٦؛ ٥,٣٧). ويلاحظ أن حرقفات أزواج الأرجل الثلاثة تتمفصل عند زوايا ذات اختلافات طفيفة مع الصدر، لذلك فعندما تعمل فإن الأرجل يمكنها التحرك في اي اتجاه من جوانب الجسم [١١]. وتتجه الأرجل الأمامية للأمام وتتارجح للأمام وللخلف مباشرة، اما الأرجل الوسطى فإنها تتجه للأمام ولكن بزاوية عن الجسم، وترتبط الأرجل الخلفية بالجزء الخلفي من الصدر وتتجه عادة للخلف. تنتهي الأرجل بمقدم الرسغ الذي يحمل مخلبين ووسادة ناعمة Arolium (الأشكال رقم ٥,٢٦ -٥,٣٥ ، انظر أيضا الشكل رقم ٨,١٢). تساعد المخالب والوسادة النحلة على السير على



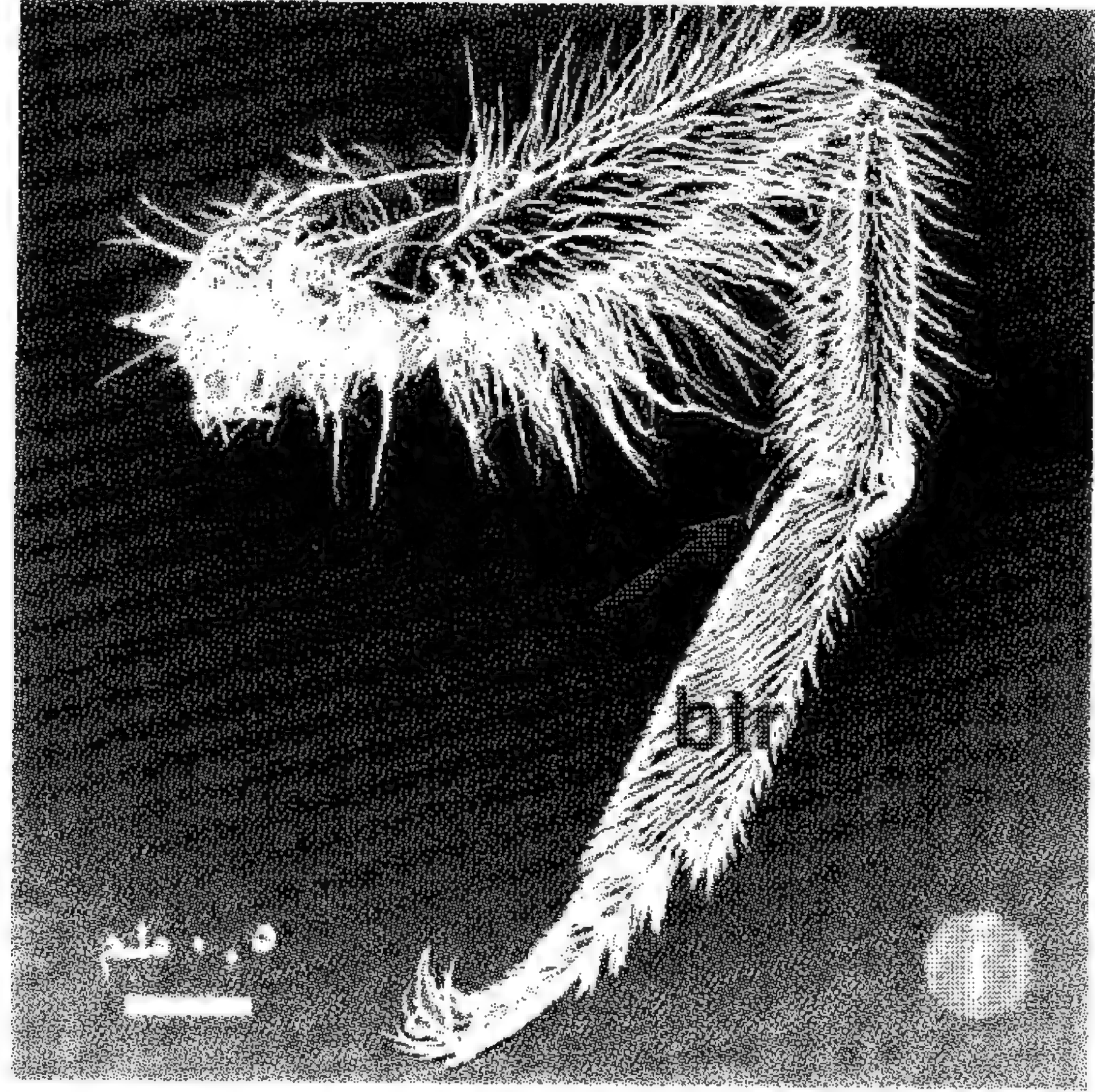


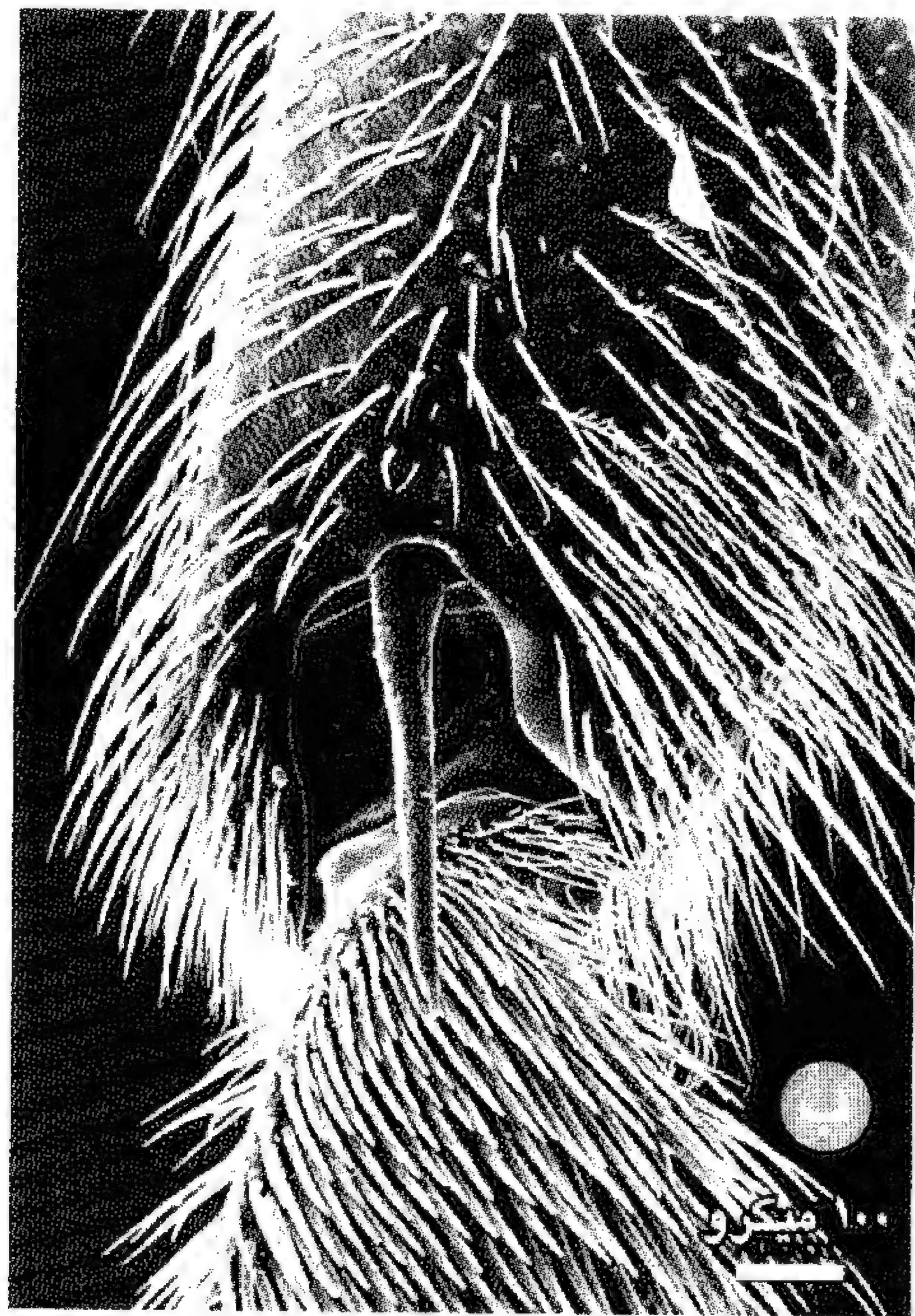


الشكل رقم (٣٥، ٥). (أ) الزوج الأول من أرجل شغالة نحل العسل. تتكون الرجل من الحرقفة (cox) المدور (tro)، الفخذ (fe)، الساق (tar)، والرسغ (tar)، ومقدم الرسغ (pta). يتكون الرسغ من خمس عقل. يغطي عقلة الرسغ القاعدية شعيرات طويلة تستخدم في جمع حبوب اللقاح وأربعة عقل رسغية صغيرة. يخرج من عقلة مقدم الرسغ زوج من المخالب ووسادة لينة يطلق عليها أروليم (ar) (انظر الشكل ٥،٢٦). لاحظ وجود منظف قرن الاستشعار المشار إليه بالسهم.
(ب) يخرج من عقلة الرسغ القاعدية من طرفها البعيد وللداخل منظف قرن الاستشعار. يتكون هذا المنظف من حفرة عميقة مع وجود قرص من شعيرات دقيقة (fhc)من سطحها الخارجي. توجد زائدة طويلة مفلطحة تتجه لأسفل في اتجاه الحفرة (فيبولا) من الناحية الداخلية للحافة البعيدة للساق (ti).
(ج) لتنظيف قرن الاستشعار، ترفع الحشرة رجلها الأمامية وتمررها على قرن الاستشعار وبالتالي تنزلق قاعدة قرن الاستشعار في الحفرة. يتجه الرسغ في اتجاه السهم المشار إليه على الشكل وبالتالي يتجه قرن الاستشعار لأعلى ضد الزائدة (الفبيولا) ويدخل في الحفرة (المنظف) حيث تقوم الشعيرات الدقيقة للقرص الرسغي (fhc)بتنظيف السطح الخارجي للقرن. ويلاحظ أن الفص المساعد الرقيق للفبيولا (المشار إليه بالنجمة على الرسم) يمشط السطح الداخلي للقرن. يوجد منظف قرن الاستشعار أيضا على الأرجل الأمامية للملكة والذكر.

السطوح المختلفة، سواء الرأسية أو الأفقية. أما المخالب ذات النهاية الحادة، فانها تسمح للنحلة بالاتصاق بالسطح. فاذا كان السطح ناعما بدرجة تسمح للمخالب بالتعلق عليه، فإن الوسادة (التى عادة ما تطوى بين المخالب) تنزل الى أسفل فى الوضع الأفقى بحيث تصبح غير مطوية ومفلطحة وتضغط على السطح المستوى، وباتالى تعمل كوسادة ماصة [٢] لوصف المخلب و عمل الوسادة انظر (الشكل رقم ٨،١١).

ينقسم الرسغ في كل رجل إلى خمس عقل رسغية Tarsomeres (الشكل رقم ٢٦،٥أ): العقلة الأولى تسمى عقلة الرسغ القاعدية Basitarsus وهي أطول العقل الخمسة، وتشكل جزءاً من جهاز جمع حبوب اللقاح. ويغطي عقلة الرسغ القاعدية للرجل الأمامية شعيرات طويلة وتستعمل في تمشيط أعلى الرأس ومقدم الجسم لجمع حبوب اللقاح العالقة بهما. وأثناء عملية الجمع قد يمتد الخرطوم ويتم إرجاع العسل أو الرحيق إذا كانت النحلة قد قامت بجمع الرحيق بجانب جمعها لحبوب اللقاح. وتمر الأرجل الأمامية على الخرطوم وتصبح لزجة بالسائل الخارج من الفم. ويساعد ذلك على تجميع حبوب اللقاح مع بعضها عندما تقوم الأرجل الامامية بكنس ما على الراس وأجزاء الفم من حبوب لقاح عالقة بهما. بالإضافة إلى ما سبق، تحمل عقلة الرسغ القاعدية بالرجل الأمامية منظف قرون الاستشعار Antennal cleaner، وهو ثلم(مجرى)





الشكل رقم (٣٦ ,٥). (أ) تظهر عقدة الرسغ القاعدية لزوج الارجل الوسطى عريضة ومفلطحة ومغطاة بشعيرات طويلة حيث تمشط الشعر بهذه الشعيرات لجمع حبوب اللقاح. يوضح السهم وضع الشوكة على الساق.

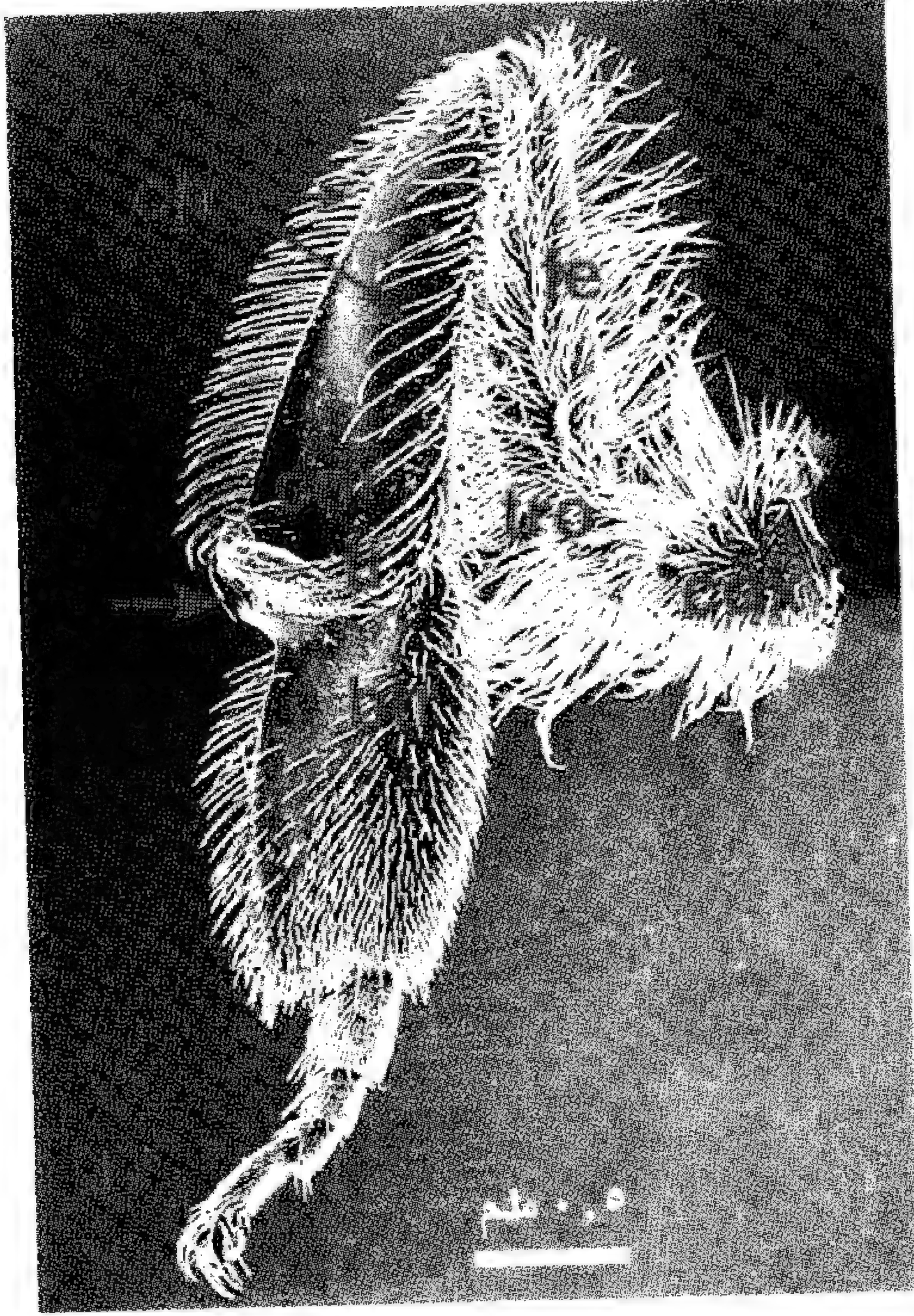
(ب) توجد شوكة زوج الأرجل الوسطى بعيدا عن السطح الداخلي للساق.

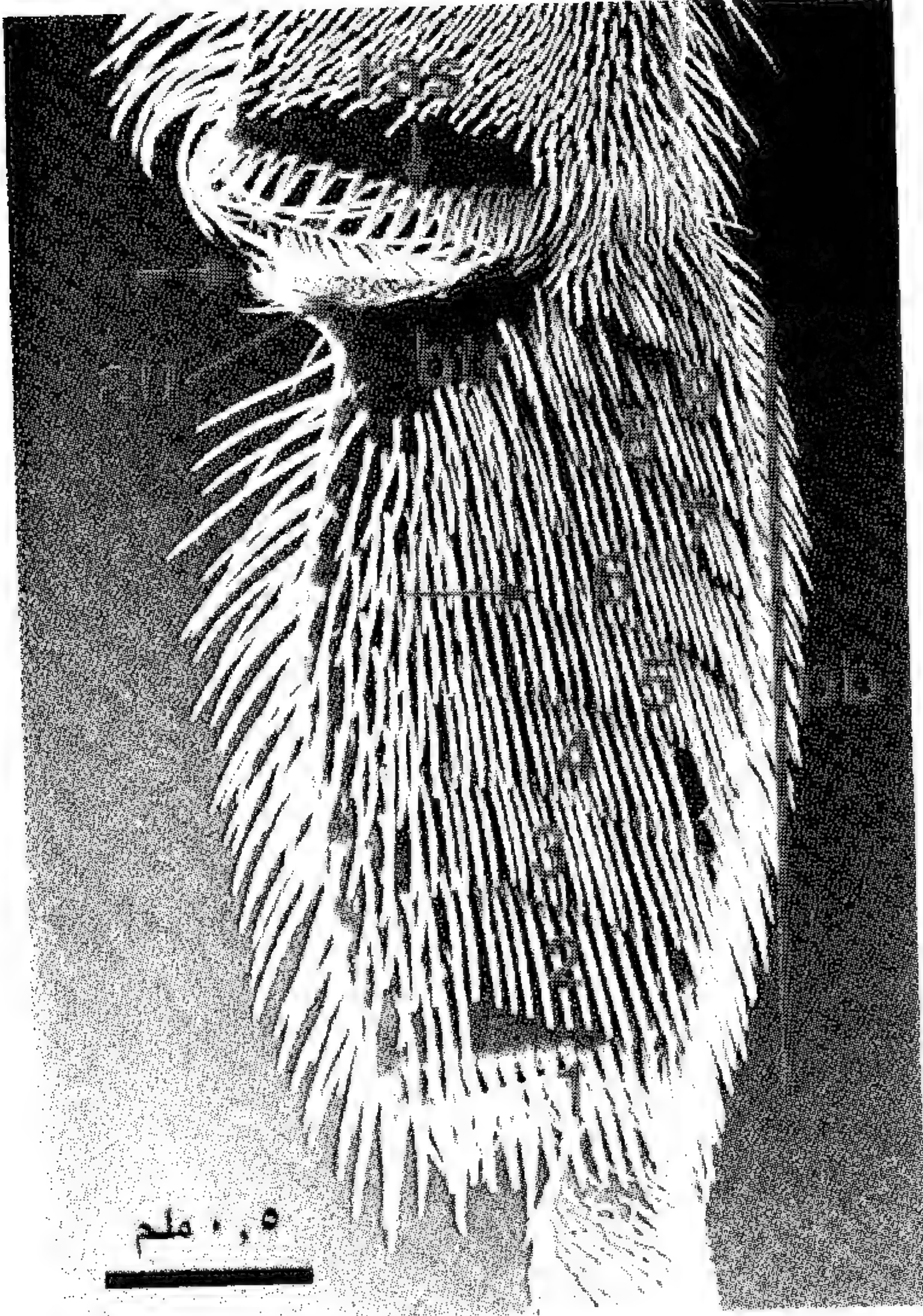
يحتوي على قرص من الشعيرات الدقيقة على قمة العقلة (الأشكال رقم ٢٦ ,٥ أ ؛ ٣٥ ,٥ ب ، ج). وتحمل النهاية السفلية للساق مهماز متمفصل Jointed spur يسمى المشبك Fibula ، الذي يتداخل مع الثلم. وعندما تحتاج النحلة إلى إزالة ما علق بقرن الاستشعار من أي شيئ وتنظيف أعضاء الحس الموجودة على هذا القرن فإنها تمد الرجل الأمامية وتمررها على قرن الاستشعار.

وهنا ينزلق قرن الاستشعار في الثلم وينثني الرسغ وبذلك يمر المشبك عبر فتحة الثلم ، ثم ينزلق قرن الاستشعار المراد تنظيفه عبر الثلم حيث يتم تفريشه مما علق عليه من أتربة وحبيبات أخرى.

تظهر العقلة القاعدية لرسغ الزوج الأوسط من الأرجل عريضة ومفلطحة ، ويغطي السطح الداخلي منها الشعيرات (الشكل رقم ٣٦ ,٥ أ) التي يمكن بواسطتها أن تمشط النحلة صدرها لإزالة ما علق بها من حبوب لقاح. وتجدر الإشارة أن حبوب اللقاح التي جمعتها النحلة بالأرجل الأمامية يتم التخلص منها على العقلة القاعدية لرسغ الأرجل الوسطي. وتوجد شوكة كبيرة مفردة على النهاية البعيدة للساق (الشكل رقم ٣٦ ,٥ ب). ويقترح أن هذه الشوكة تستعمل في إزالة رقائق الشمع من مرآة الشمع أو في معالجة صمغ النحل (البروبوليس) برغم أن هذه الوظائف تعتبر محل شك [١١].

يوجد على السطح الداخلي لعقلة الرسغ القاعدية بالأرجل الخلفية تسعة صفوف مستعرضة من أشواك طويلة في وضع بحيث تصنع زاوية مقدارها حوالي ٤٥° (الشكل رقم ٣٧ ,٥ ب) برغم أن النحلة يمكنها تمشيط حبوب اللقاح من على البطن بهذه الفرشاة إلا أن وظيفتها الاساسية هي تجميع حبوب اللقاح من الأرجل الوسطى ونقلها إلى المنطقة المقعرة للجزء الخارجي من ساق الأرجل الخلفية لتخزينها وحفظها أثناء الطيران. وتنقل حبوب اللقاح إلى هذه المنطقة التي تعرف باسم سلة حبوب اللقاح Corbicula ، ويتحقق ذلك أثناء الطيران بواسطة تركيب عند اتصال الساق بالرسغ يعرف باسم مكبس حبوب اللقاح pollen press (الشكل رقم ٣٧ ,٥ أ). ويتم تجميع حبوب اللقاح من الأرجل الوسطى بالإمساك بها بين الأرجل الخلفية ، ثم نقلها للأمام وبذلك تكشط كتلة حبوب اللقاح من على عقل الرسغ القاعدية للأرجل الخلفية. وعند تعبئة كتلة حبوب اللقاح في السلة ، ترفرف النحلة أمام الزهرة وتمد أرجلها الخلفية لأسفل ثم تحملهما معا وتحركهما لأعلى و لأسفل. وعند هذه النقطة يأتي عمل مكبس حبوب اللقاح. ويوجد ثلم (شق ، مجرى) عميق عند تمفصل الساق مع عقلة الرسغ القاعدية. ويوجد صف من الشعيرات العريضة ذات الأطراف المدببة على هيئة أشواك عند الحافة القريبة من الساق لهذا الثلم على السطح الداخلي مكونا مشط Rastellum (الشكل رقم ٣٧ ,٥ ج) ، بينما تظهر الحافة القريبة من الرسغ لهذا الثلم عريضة لتشكل رف مقعر تقعيرا بسيطا يسمى الأذين Auricle ، الذي يحاط بشعيرات هدبية طويلة ، ويحد من النهاية الخلفية بقمة. ويغطى سطح الأذين أشواك

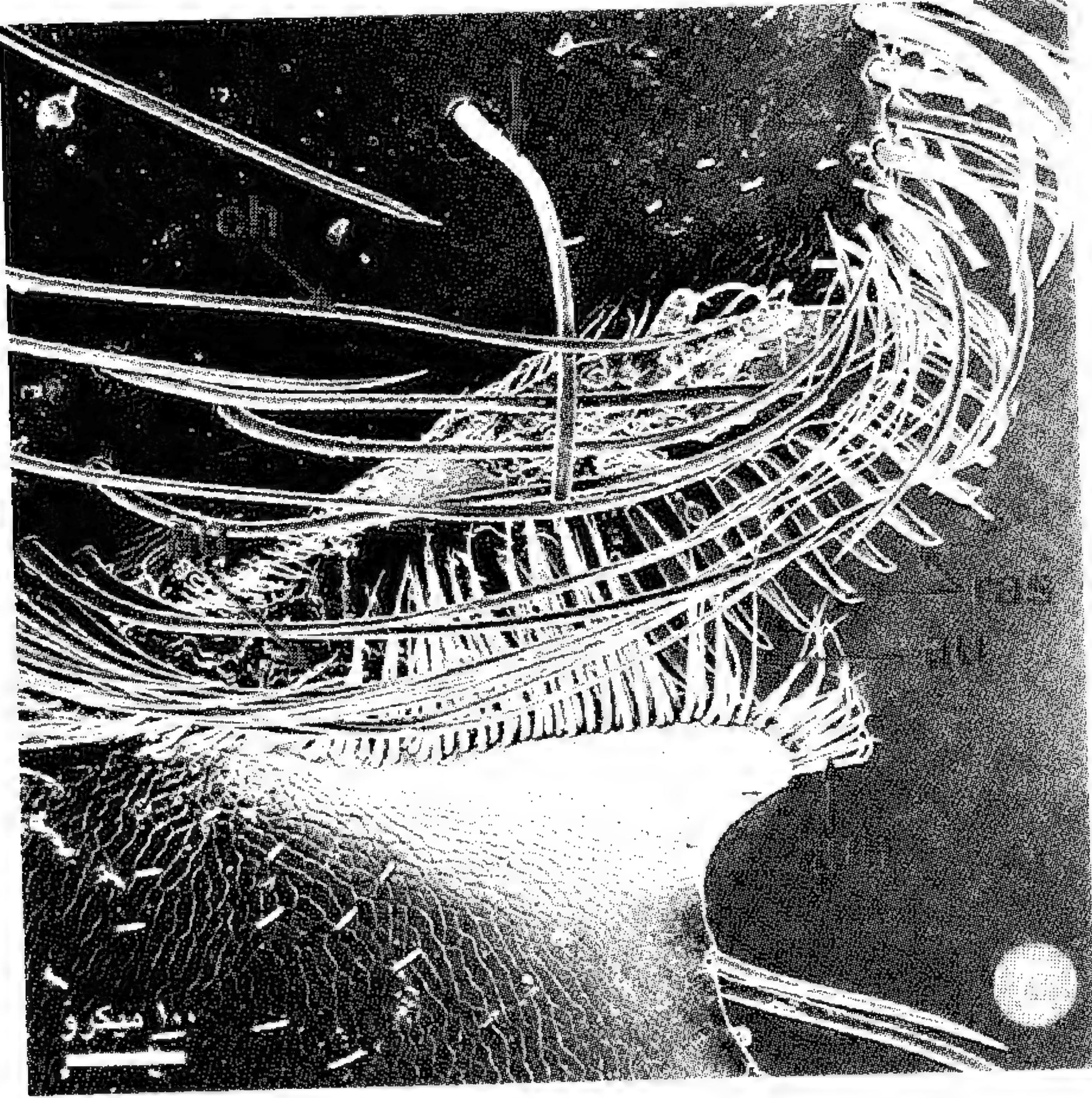




الشكل رقم (٥,٣٧). (أ) السطح الخارجي للرجل الخلفية لشغالة نحل العسل. ويظهر السطح العريض والمقعر للساق ويعرف بسلة حبوب اللقاح (كربكيولا) (cor).هذه السلة مهدبة من كل جانب بشعيرات طويلة (ch). يوضح السهم وضع سلة حبوب اللقاح التي تتشكل بين النهاية البعيدة للساق (ti)والنهاية القريبة لعقلة الرسغ القاعدية(btr). لاحظ وجود الحرقفة (cox) والمدور (tro) والفخذ (fe).

(ب) السطح الداخلي لعقلة الرسغ القاعدية(btr) للرجل الخلفية وهو يحمل تسعة صفوف من الأشواك التي تعمل كفرشاة لحبوب اللقاح (pb). يوجد صف من أشواك قوية على الحافة الداخلية لشق في الساق تكون الراستللم (ras). يحمل الأذين مجموعة من الشعيرات حول سطحه الخارجي (السهم).

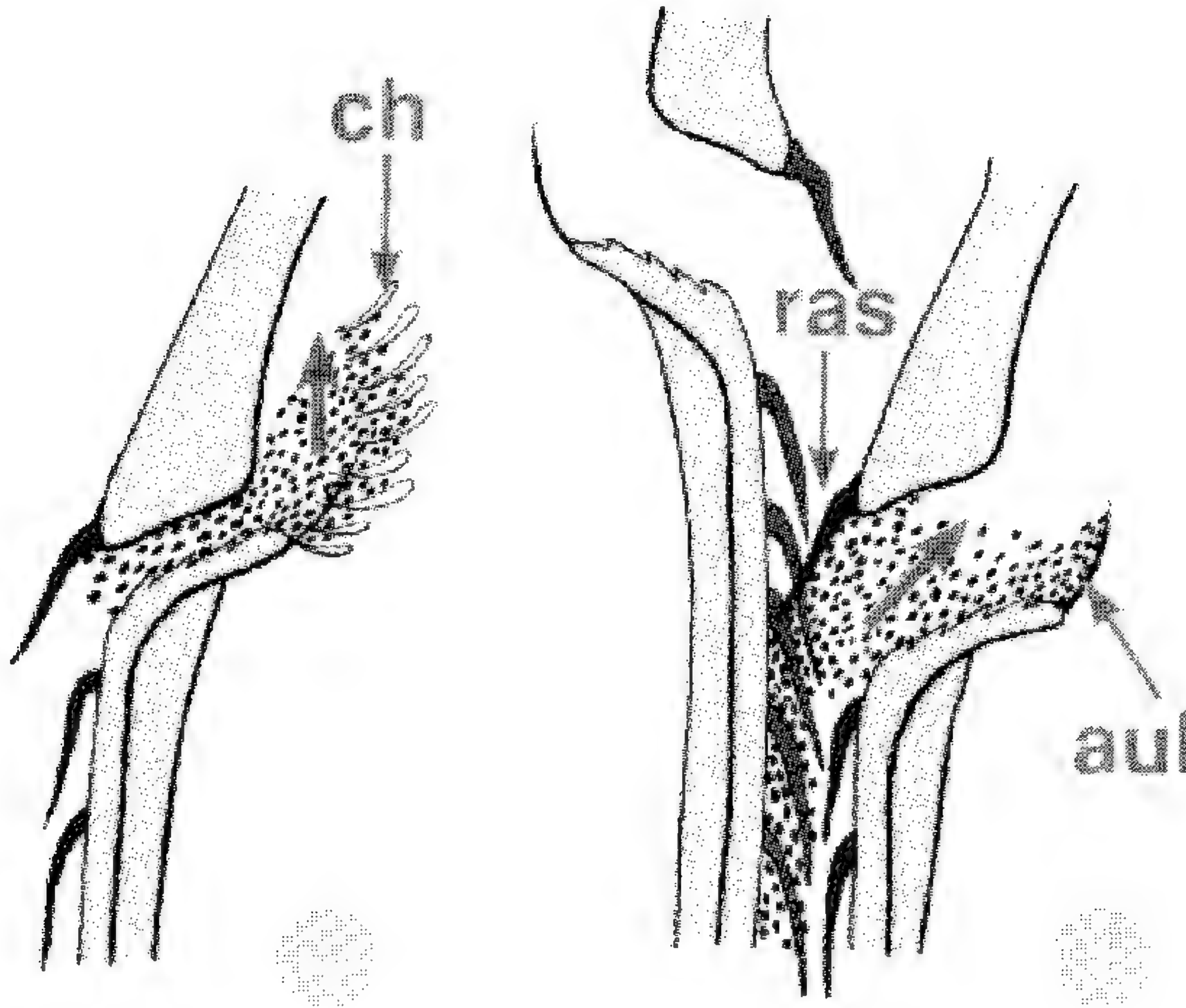
(ج) يمكن رؤية مكبس حبوب اللقاح والنهاية البعيدة لسلة حبوب اللقاح من السطح الخارجي للرجل. تنزلق حبوب اللقاح من الفرشاة الموجودة على عقلة الرسغ القاعدية على السطح الداخلي للرجل المقابلة عن طريق الراستللم وتقع كتلة حبوب اللقاح داخل السلة بمساعدة مجموعة الشعيرات الموجودة حول السطح الخارجي للفتحة. يقفل بعد ذلك الرباط الساقي الرسغي (مكبس حبوب اللقاح) بتمدد الرسغ. ويعمل الراستللم على عدم خروج كتلة حبوب اللقاح على السطح الداخلي للساق وبالتالي يمكن فقط أن تخرج على السطح الخارجي وتتجمع في سلة حبوب اللقاح. تساعد الشعيرات الطويلة الموجودة حول سلة حبوب اللقاح على الإمساك بكتلة حبوب اللقاح كما تساعد الشعرة الطويلة القوية الموجودة في منتصف السلة في تثبيت كتلة حبوب اللقاح.



صغيرة جليدية. وعند الضغط على السطوح الداخلية للأرجل الخلفية لأعلى ولأسفل في مواجهة بعضها البعض فان أشواك كل مشط تجمع كتلة حبوب اللقاح من الفرشاة الموجودة على الرجل المقابلة.

وتقع هذه الكتلة على المكان الأذيني، ويحتفظ بها في هذا المكان بمساعدة الشعيرات الهدبية (الشكلين رقمي ٥,٣٧ج؛٥,٣٨).

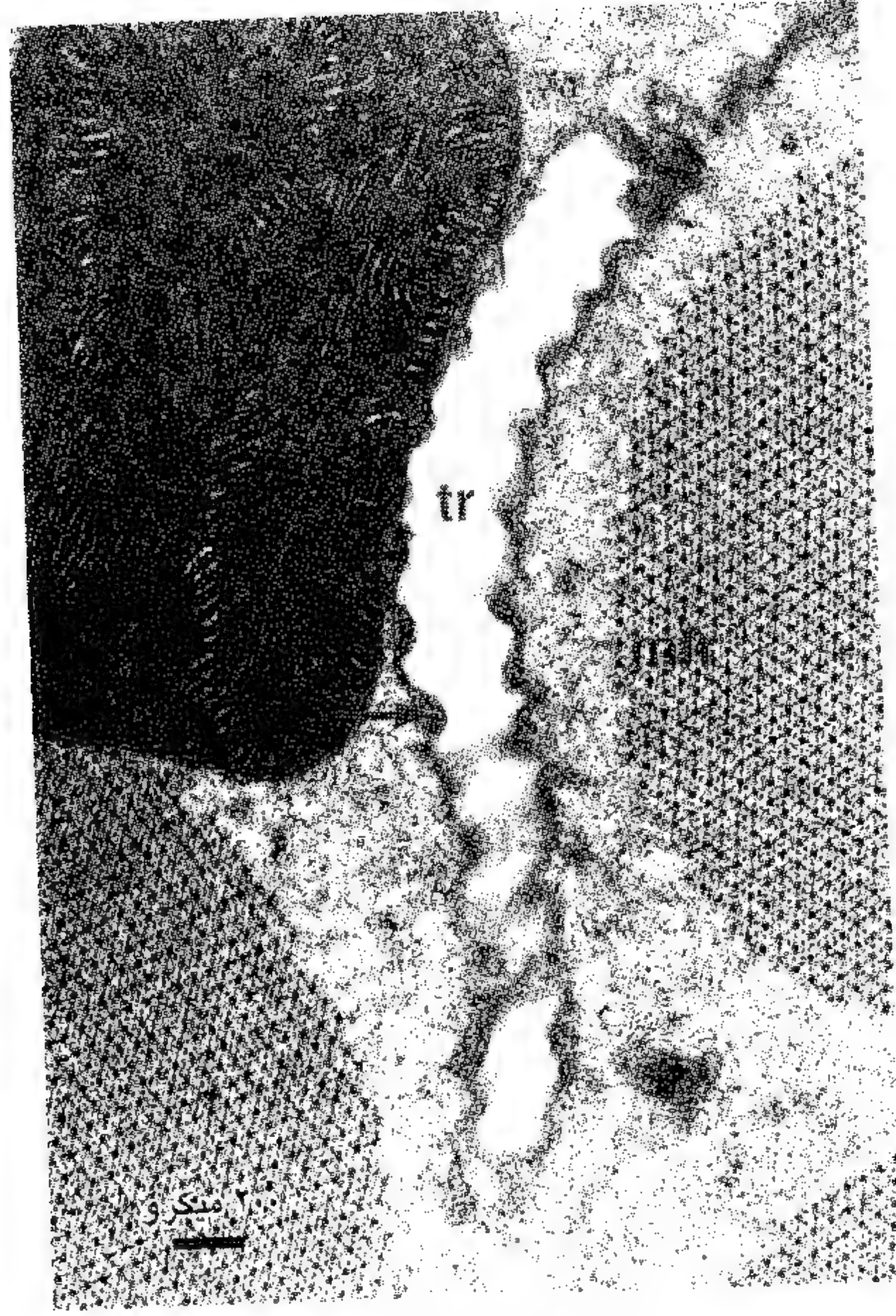
عندما ينثني الرسغ لأعلى، تضغط كتلة حبوب اللقاح الموجودة في الرف الأذيني في مواجهة سطح الساق المقابلة (ومن هنا جاء مصطلح مكبس حبوب اللقاح)، وتضغط هذه الكتلة على الجانب الخارجي للرجل حيث يتم مسكها بالشعيرات المحيطة بسلة حبوب اللقاح. وبتكرار عمل الراستيللم ومكبس حبوب اللقاح على كل رجل يتم ملء سلة حبوب اللقاح لكل رجل خلفية بكتل حبوب اللقاح التي جمعت. ويساعد الشعيرات الطويلة أو المهماز القريب من قاعدة سلة حبوب اللقاح في الاحتفاظ بكتلة حبوب اللقاح في مكانها(الشكل رقم ٣٧، ٥ج). ويساعد إضافة قليل من العسل عند بداية تمشيط حبوب اللقاح من مقدم الرأس على تجمع كتلة حبوب اللقاح. وقد تساعد أيضا الأرجل الرسطى في عجن حبوب اللقاح لتصبح كتلة متماسكة. عند امتلاء كلتا السلتين بكتل حبوب اللقاح، تعود النحلة إلى الخلية (الشكل رقم ٣٣، ٥)، حيث تتمدد على العين السداسية وتخفض أرجلها الخلفية في العين وتحرك كتلة حبوب اللقاح خارج السلة بعقلة الرسغ القاعدية للأرجل الوسطى [١١]. وتؤدي طائفة نحل العسل جهداً مؤقتاً عند قيام النحل بتنظيف العيون السداسية وتغطية العيون ورعاية الملكة والحضنة؛ معالجة الطعام، وبناء وتنظيف القرص، وحراسة وتهوية الخلية والسروح لجمع الغذاء والماء [٢٥]. وتقوم الشغالات المسئولة عند معالجة الطعام بمعالجة كتل حبوب اللقاح في العيون السداسية باستعمال فكوكها العليا وأرجلها الأمامية وتعامل أيضا هذه الحبوب عند التخزين وذلك لمنع أي نشاط بكتيري فيها ويتم ذلك بإضافة حمض إبادي للنبات Phytocidal acid غير معروف مكوناته، ويبدو أنه ينتج إما في الغدة تحت البلعومية أو في غدةالفك العلوي للشغالة، ويعتقد أنه مرتبط بحمض ١٠ - هيدروكسي -٢- ديسينويك [٧]، [٢٧]. وتضاف أيضا الإنزيمات المشجعة على بدء عملية الهضم مع قليل من العسل. ويوقف النشاط الإنزيمي الأيض اللاهوائي والتخمر [٧]. وعادة يطلق على حبوب اللقاح المعاملة اسم خبز النحل.

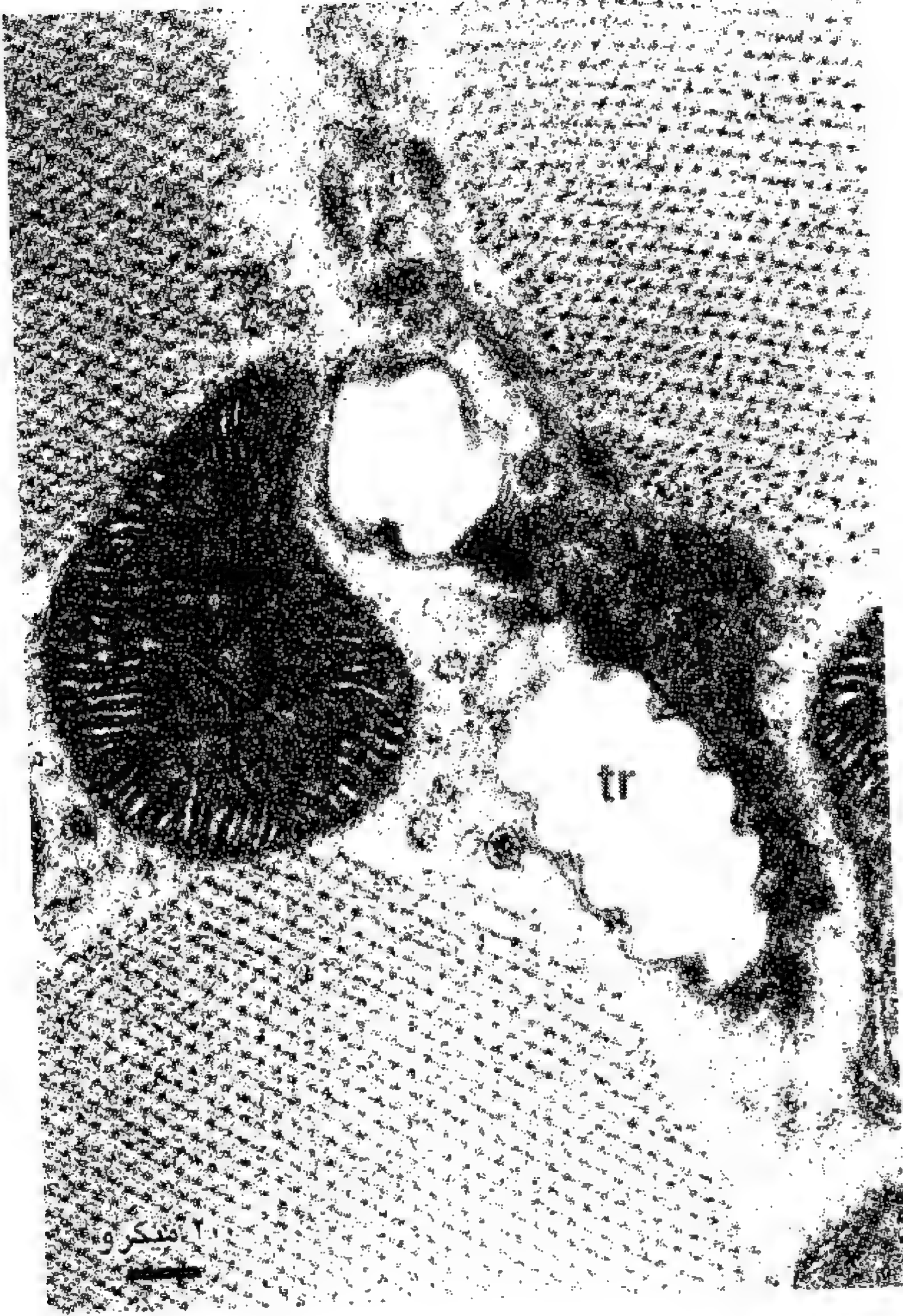


الشكل رقم (٣٨، ٥). قطاع طولي خلال منطقة مكبس حبوب اللقاح للرجل الخلفية (منظر خلفي) لبيان فعل المكبس عند تعبئة حبوب اللقاح في المكبس فإن النحلة السارحة تمد رجليها الخلفية لأسفل وتحركهما لأعلى ولأسفل بالتبادل.

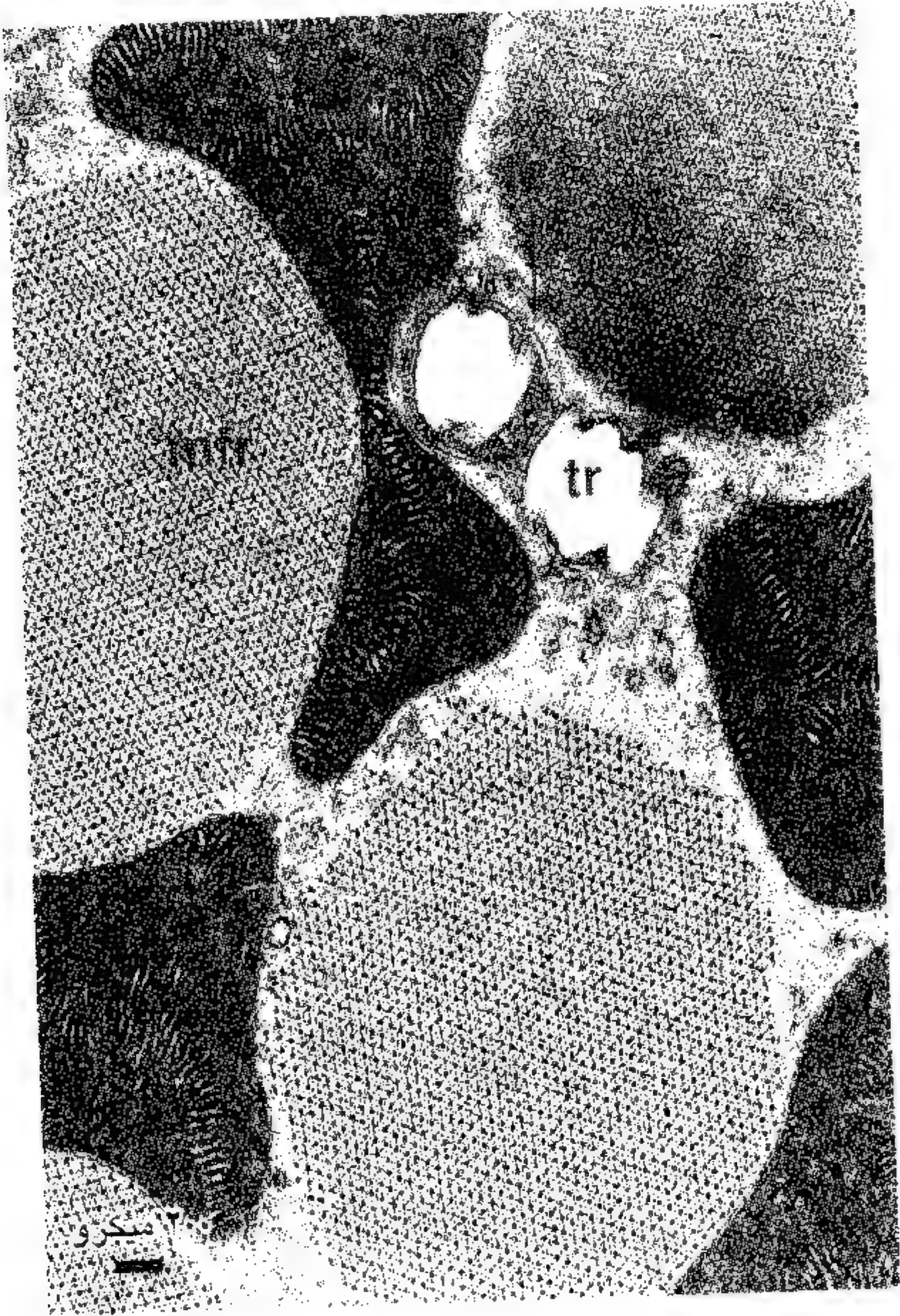
(أ) عندما تتحرك الرجل اليمنى لأسفل على مستوى أدنى من الرجل اليسرى، يكشط الراستللم الخاص بالرجل اليمنى حبوب اللقاح من فرشاة حبوب اللقاح الموجودة على عقلة الرسغ القاعدية للرجل اليسرى وبالتالي تقع كتلة حبوب اللقاح على الأذين (السهم) حيث ترقد بواسطة مجموعة الشعيرات الموجودة على حافة الأذين.

(ب) يتمدد الرسغ ليغلق المكبس وتدخل كتلة حبوب اللقاح في سلة حبوب اللقاح على السطح الخارجي للساق (السهم). تساعد الشعيرات الطويلة الموجودة على حافة سلة حبوب اللقاح في تثبيت كتلة حبوب اللقاح حيث تضغط بمساعدة زوج الأرجل الوسطى (عن داد Dade (١١)).









الشكل رقم (٦،١). قطاعات عرضية بالمجهر الماسح الإلكتروني خلال طيران شغالة نحل العسل يبين دخول الأكسجين مباشرة في العضلة. لاحظ النهايات الدقيقة جدا للجهاز القصبي، والقصيبات الهوائية (tr) منغمسة في الليفة العضلية لتكون تجمع مع الأجسام السبحية (الميتوكوندريات) (mi) والليفات العضلية (mfr). وحتى في هذه النهايات القصيبية الدقيقة جدا يلاحظ وجود الحلقات المغزلية والحلزونية (التينيديات) (مشار إليها بالسهم)

(أ) يلاحظ الارتباط بين القصيبة الهوائية والجسم السبحي مع ترك مسافة قصيرة جدا لنفاذ الأكسجين. في الليفة العضلية يلاحظ الترتيب السداسي المنتظم من الخيوط السميكة والرفيعة.

(ب)لاحظ أعراف (cr) الأجسام السبحية التي تتكون من ثنايا الأغشية الداخلية للأجسام السبحية

(ج) شكل يبين القصيبة الهوائية وهي قريبة من الليفة العضلية والجسم السبحي. لاحظ وجود نواة الليفة العضلية (n) (لمزيد من التفاصيل عن عضلة الطيران انظر الفصل السابع)

(د) الليفيات العضلية لليفة عضلة الطيران (وهي أكثر الأنسجة نشاطا) وهي محاطة بالأجسام السبحية. تحيط الخلية المولدة للقصبة بكل قصيبة هوائية وتتكون من طبقة رقيقة جدا من الستوبلازم عند النهاية الدقيقة للقصيبة.

الفصل السادس: التنفس: كيف تتنفس النحلة ؟

Respiration: How does the bee breathe?

تحتاج كل أنشطة الحيوان الحي استهلاك مستمر للطاقة. وتنتج الطاقة من أكسدة جزيئات الغذاء بواسطة سلسلة دقيقة ومحكمة ومرتبة من التفاعلات داخل خلايا الجسم. وتخزن هذه الجزيئات في الخلايا على هيئة مركبات كيميائية لحين الحاجة. ومن الضروري إمداد كل خلية بالأكسجين لإنتاج الطاقة، وحيث أن ثاني أكسيد الكربون هو منتج من مخلفات بعض الطاقة لذلك تحتاج كل خلية أيضا إلى التخلص من هذا المنتج. وتنتج الطاقة في خلايا جميع أنواع الحيوانات بطريقة متماثلة، ولكن مكان تبادل الغازات مع البيئة والطريقة التي بها نقل الأكسجين إلى الخلايا والتخلص من ثاني أكسيد الكربون ليست متماثلة في جميع مجاميع الحيوانات. ويحتاج تبادل الغازات مع الهواء الجوي إلى غشاء منفذ للأكسجين وثاني أكسيد الكربون، وذو مساحة سطحية واسعة بالنسبة لحجم النسيج الذي يؤدي هذه العملية الحيوية. ومع ذلك، فإن مثل هذه الاحتياجات ينتج عنها فقد كبير في الماء، حيث أن الغشاء المنفذ للأكسجين عادة ما يكون منفذاً أيضا للماء. وتبدى معظم الحيوانات الأرضية النشيطة تكيفات مصممة على التغلب على هذه المشكلة، مثل تطور الرئات في التجاويف الداخلية التي تحتوي على الغشاء التنفسي بدخول وخروج محددين للهواء.

يمكن أن يحدث انتقال الأكسجين عن طريق النفاذية عبر سوائل النسيج إلى الخلايا، ولكن معدل نفاذيته في الوسط المائي يكون بطيئاً جدا. ويمكن لحيوان أن يستمد احتياجاته من الأكسجين عن طريق النفاذية من الخارج عبر سوائل نسيجه ذو السمك الذي يقل عن ملليمتر واحد. وتواجه بعض الديدان المفلطحة التي تعيش في بيئة رطبة (ويحدث فيها تبادل الغازات على جميع سطح جسمها) كل من احتياجاتها لتبادل الغازات مع البيئة الخارجية وحدود حجم نفاذية الأكسجين في سوائل النسيج. وتحتاج الحيوانات الأكبر تكيفات خاصة. ففي الإنسان والحيوانات الثديية الأخرى، يتم مواجهة الاحتياج المستمر للأكسجين بواسطة أنسجة الكائنات الكبيرة نسبياً بحمل الأكسجين من الرئتين إلى الأنسجة من خلال جهاز دوري مغلق. ويلاحظ أن الوسط المائي (البلازما) له سعة للأكسجين أقل من الهواء؛ فعند نفس الضغط الجزئي تكون أقصى كمية من الأكسجين الموجودة في حجم معين من الماء أقل بكثير من أقصى كمية من الأكسجين الموجودة في نفس الحجم من الهواء، وبالتالي يحدث تطور في الصبغات التنفسية لزيادة كمية سعة الأكسجين الذي يحمله الدم. ويتحد الأكسجين بالصبغة التنفسية (الهيموجلوبين) في كرات الدم الحمراء داخل الرئة المليئة بالأوعية الدموية.

يتم ضخ الدم بسرعة في جميع أجزاء الجسم، ويتم توصيل الأكسجين المحمول بواسطة الهيموجلوبين في الأماكن ذات الضغط الأكسجيني المنخفض. وتدعم كل أماكن الجسم بعدد وافرمن الشعيرات الدموية الدقيقة Fine capillaries، وبالتالي لا يوجد أكثر من ٣-٤ خلايا يمكن ألا يصلها شعيرة دموية، ويصلهم الأكسجين بالانتشار من الخلايا المجاورة، حيث يمكن للأكسجين أن يصل إلى مسافة قصيرة وينفذ من خلال السوائل النسيجية. تعمل كثير من آليات على التحكم في الجهاز الدوري للتأكد من أن الاحتياجات الأكسجينية لمنطقة ما من مناطق الجسم تفي بمتطلباتها في وقت ما؛ فمثلا يزداد تدفق الدم للعضلات الهيكلية إذا تم تحذير الحيوان - استجابة القتال أو الطيران Fight or flight response.

أولاً: التنفس في الحشرات

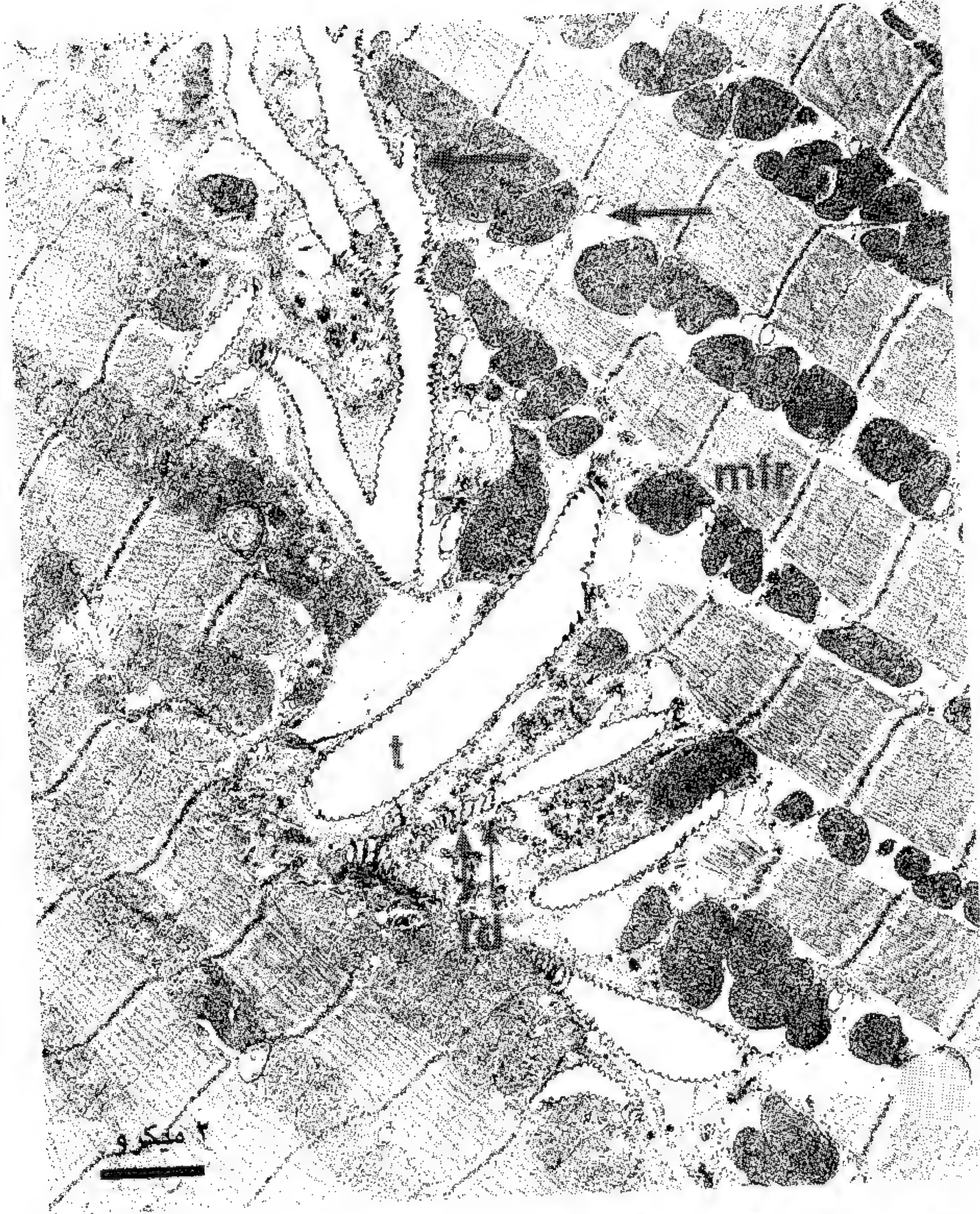
Respiration in Insects

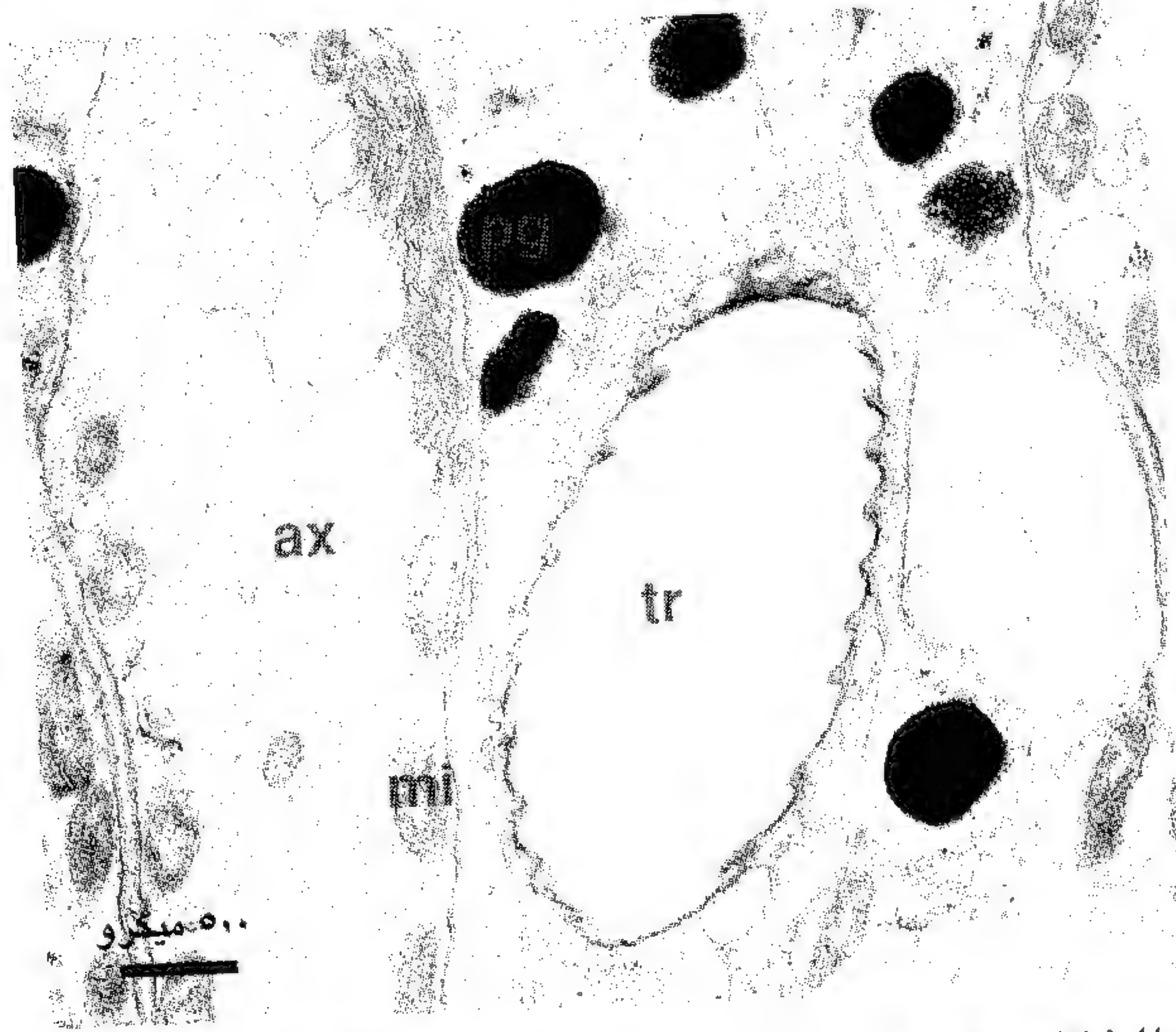
ينمو بالحشرات جهاز مختلف تماماً ينقل الأكسجين (ضمن مكونات الهواء الجوي) في أنابيب، ويوصله

مباشرة للأنسجة فيما يسمى بالقصبات الهوائية Tracheae. وتوجد ميزتان لاستعمال الهواء كبيئة ناقلة للأنسجة مفضلة على نظام النقل بالسائل: سعته الأعظم للأكسجين، كما توجد حقيقة تفيد أن معدل نفاذية الأكسجين من خلال الهواء أسرع بمئات الآلاف من المرات عن هذا المعدل من خلال الماء. لذلك فإن هذا الجهاز يتضمن كفاءة نقل للأكسجين من الهواء الجوي إلى كل نسيج عبر الجسم. ويعتبر طريق الانتشار النهائي من الجهاز القصبي إلى مكان الاستخدام في الخلية (الذي يجب أن يتم في السوائل النسيجية) قصيراً جداً، ويقدر عادة بعدد من الميكرونات.

تتكون الأنابيب القصبية من انبعاجات أو ثنايا الطبقة النسيجية الخارجية لجدار الجسم التي تسمى الطبقة الخارجية Ectoderm. وهذا يعني أن هذه الأنابيب أيضا تبطن بطبقة رقيقة من الجليد الذي تنتجه الطبقة الخارجية لتغطي به سطح الجسم. ويختلف الجليد الذي يبطن الأنابيب القصبية عن الجليد الذي يغطي سطح الجسم في أن الأول يفتقر إلى وجود الطبقية الشمعية التي تقاوم نفاذية الماء، وغير متصلب ويفتقر أيضا إلى وجود الكيتين في الأنابيب القصبية الدقيقة. ويشكل هذا الجليد الرقيق المبطن للقصبات الهوائية Intima ثنايات سميكة تسمى التغلظات الجليدية Taenidia (الشكلين رقمي ٦,٢؛ ٦,٣)، التي تظهر على هيئة حلزون على طول الأنابيب من الداخل تجعلها مفتوحة باستمرار، حيث تقاوم أي ضغوط جانبية بينما تسمح ببعض التمددات الطولية. وهذه وسيلة شائعة تستعمل في خراطيم المياه المطاطية. وحيثما توجد اللويفات الدقيقة للكيتين في طبقة الجليد المبطن للقصبات الهوائية، فإن هذه اللويفات توجه لتدعيم القوة الميكانيكية حيث يتم ترتيبها عرضيا على قمم التغلظات الجليدية لتساعد على مقاومة القصبات للضغط الجانبي، كما يتم ترتيبها طولياً عند الانخفاضات بين التغلظات الجليدية لتقاوم فرط التمدد.

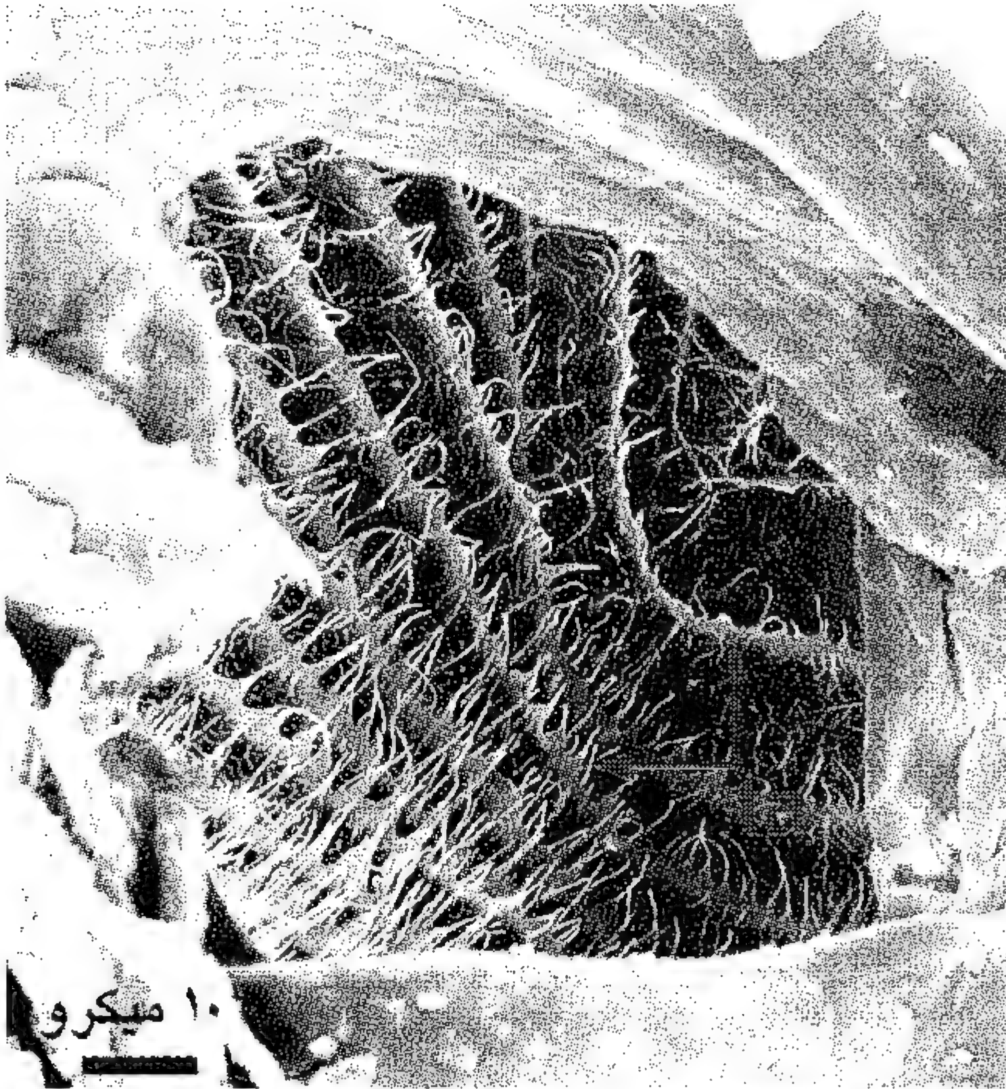
تسمى الفتحات الخارجية للجهاز القصبي الثغور التنفسية Spiracles، حيث توجد على سطح الصدر والبطن من الجانبين. ويوجد بالنحلة الحد الأقصى من عدد الثغور التنفسية بالحشرات؛ حيث يوجد زوجان من الثغور على الصدر وثمانية أزواج على البطن (الشكلين رقمي ٦,٥؛ ٦,١٠). وعلى كل حال فإن الحلقة البطنية الأولى في النحلة (الخصر Propodeum) تندمج مع الحلقة الصدرية الثالثة

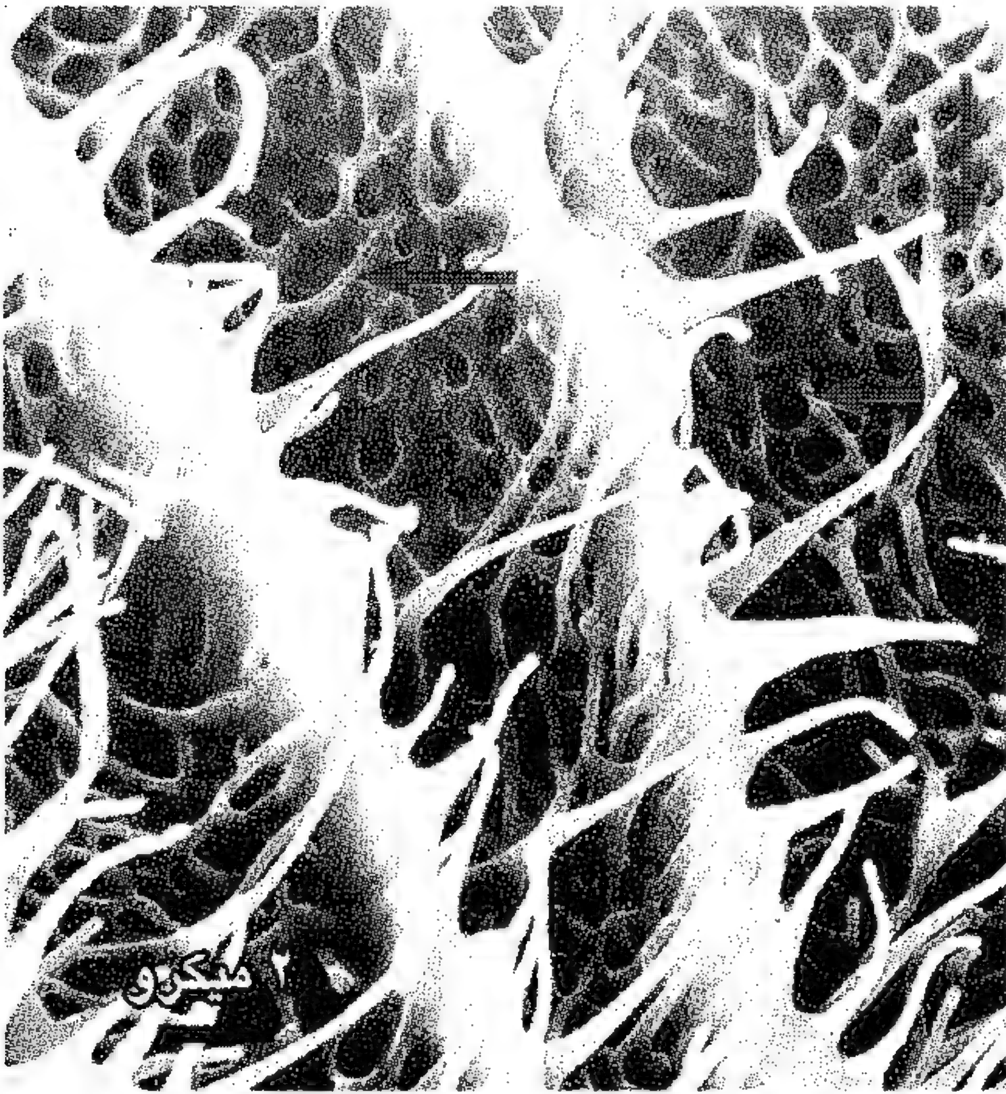




الشكل رقم (٦,٢). (أ) قطاع عرضي بالمجهر الماسح الإلكتروني خلال عضلة طيران شغالة نحل العسل يبين النهايات الدقيقة للقصيبة الهوائية (t) والتي تنقسم لتكون القصيبات الدقيقة (الأسهم) التي تخترق الليفة العضلية قد يتم تقوية القصيبات الهوائية الدقيقة بالتينيديات (td). لاحظ عمود الأجسام السبحية الذي يوجد بين الليفات العضلية والنسيج العضلي (mfr).

(ب)قطاع بالمجهر الماسح الإلكتروني خلال قاعدة العين المركبة يبين قصيبة هوائية (tr) مرتبطة بمحور الخلايا الشبكية (ax).لاحظ وجود حبيبات صبغية (pg) وجسم سبحي (mi).



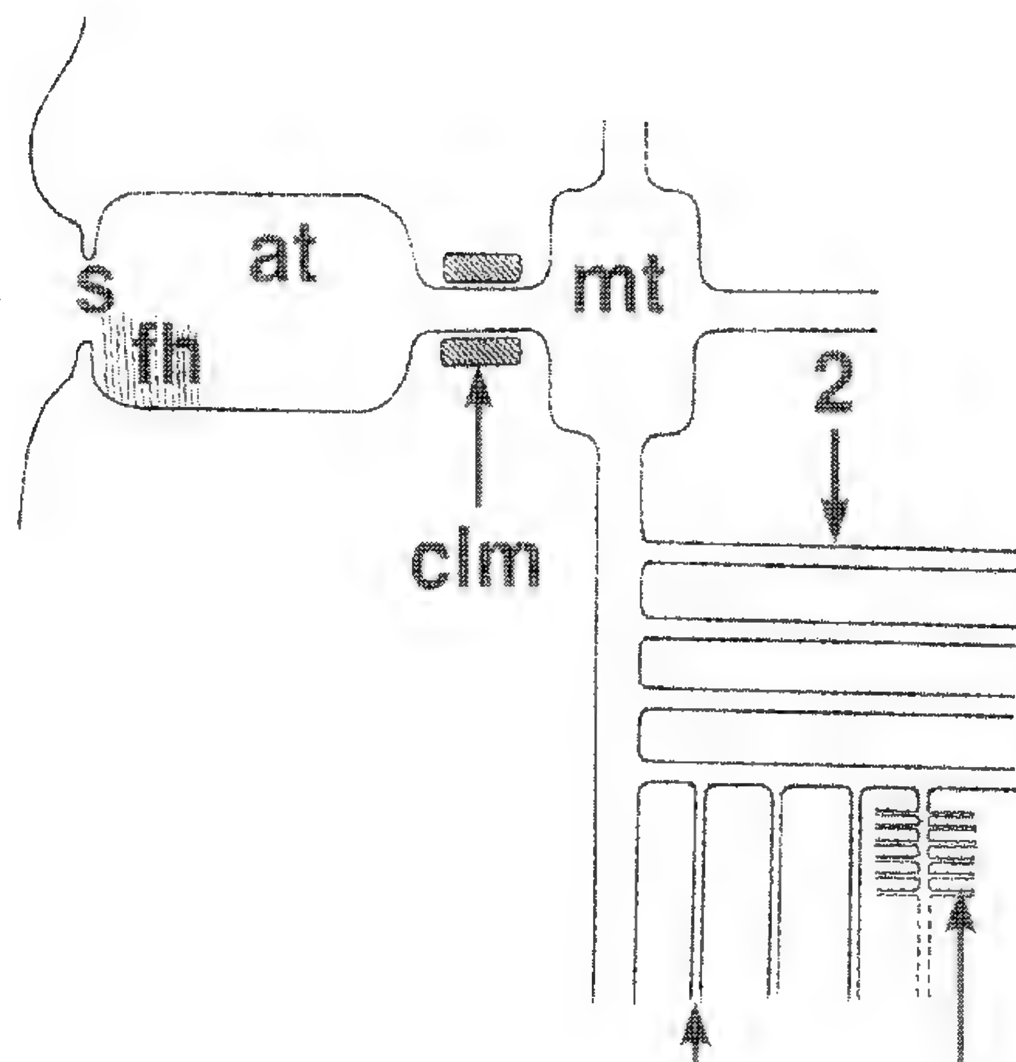


الشكل رقم (٦,٣). (أ) نظرة داخل الجزء القصبي الذي يفتح من الثغر التنفسي للصدر الأمامي في شغالة نحل العسل. لاحظ ظهور حلقات التينيديا القوية (ta) ويظهر بوضوح خروج زوائد تشبه الشعيرات منها. هذا هو الشكل الشائع في القصبات الهوائية للحشرات.

(ب)التحديد الجليدي للقصبات الهوائية غالبا ما يظهر على هيئة نماذج معقدة (انظر الأسهم) بين ثنيا التينيديات.

وبذلك فإن الزوج الأول من الثغور البطنية يظهر أنه الزوج الثالث من الثغور الصدرية. كما يظهر الزوج الثامن من الثغور البطنية في حجرة اللسع.

يتكون التصميم الأساسي القصبي في الحشرات من فروع قصبية قصيرة تتصل بالثغر من ناحية وترتبط من الناحية الداخلية بالقصبة الهوائية الرئيسية التي تسير طولياً على كل جانب من جانبي الجسم. وترتبط القصبة الطولية داخليا بقصبات بطنية في كل حلقة من حلقات الصدر والبطن. وفي بعض الحشرات قد يوجد قصبات هوائية طولية بطنية وظهرية. تخرج من هذه القصبات الأولية (الرئيسية) أعداد كبيرة من القصبات الثانوية، وتتفرع وتتشعب خلال أجزاء الجسم المختلفة معطية أفرع أصغر من قصبات ثانوية فرعية، وهذه الأخيرة تتفرع أيضا لتكون أنابيب أكثر دقة تعرف باسم القصيبات الهوائية Tracheoles، التي تتناقص تدريجيا في القطر حتى تصل إلى ٠,١ ميكرومتر وذات نهاية مسدودة يتراوح قطرها ما بين ٠,١-٠,٢ ميكرومتر (الشكل رقم ٦,٤). تغذي القصيبات الهوائية الدقيقة جميع أنسجة الجسم، وتنتهي كل واحدة في خلية تسمى الخلية القصيبية Tracheoblast، التي تشكل حولها غلاف رقيق (الشكل رقم ٦,١ ،د). وقد وجد أن الخلايا القصيبية بما تحويه من قصيبات دقيقة تكون متاخمة للخلايا التي تدعم (وحتى أغشيتها الخلوية قد تكون مندمجة مع) الخلايا المستقبلة، أو أنها تتسنن ملتحمة مع سطوحها (الشكل رقم ٦,١). ينتشر الأكسجين من القصيبات الدقيقة لمسافة قصيرة جدا، لينتشر في الوسط المائي ويدخل الأجسام السبحية (الميتوكوندريا Mitochondria) الخاصة بالخلية

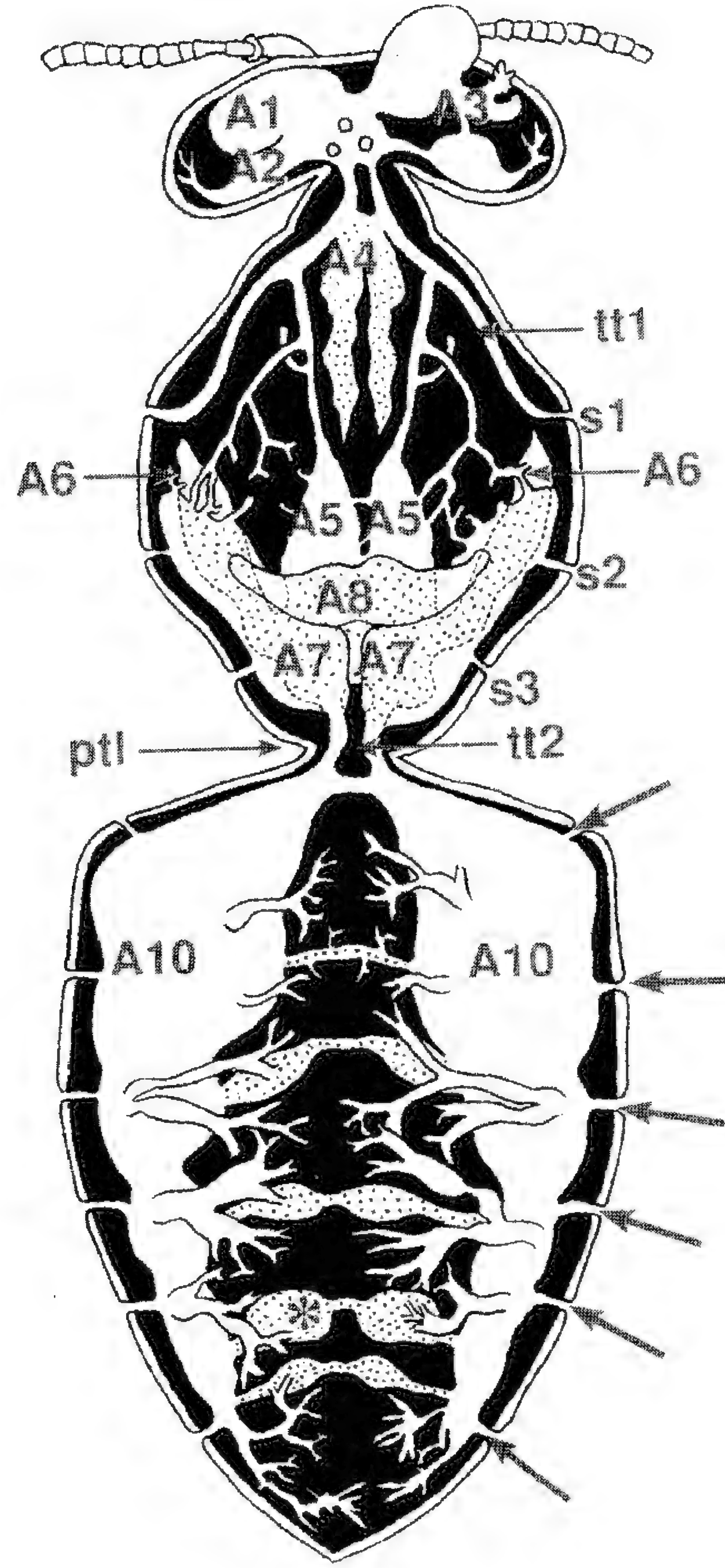


شكل رقم (٦,٤). تصور تخطيطي للنظام القصبي في الحشرات يفتح النظام القصبي على السطح عند الثغر التنفسي (s) يوجد عادة تجويف تحت الثغر، قد يحتوي الكيس والأذين (at) على شعيرات للتنقية (fh). بعد الكيس أو الأذين قد يوجد نظام بسيط من روافع جليدية وعضلات (clm) التي تعمل على فتح وقفل مدخل الجهاز القصبي. خلاف ذلك، يفتح الجهاز القصبي في الجزء الأساسي (mt) الذي يمتد طوليا عبر الجسم. تخرج من هذا الجزء الأساسي عدد من الفروع التي تغذي المناطق الظهرية والبطنية المستعرضة والأعضاء والأنسجة الوسطى، وقد تشكل روابط (٢، ٣، ٤) على طول الجسم. تنقسم الفروع القصبية الأساسية لتكون قصيبات أدق فأدق (ثانوية وثالثية) (الأسهم ٢، ٣) ثم القصبة الهوائية الدقيقة (السهم ٤) (عن بورسيل Bursell ١٣).

المستقبلة التي سوف تساهم في تفاعلات إنتاج الطاقة. وعندما تتكشف الحشرة، تظهر كل هذه الأنابيب المليئة بالهواء كشبكة فضية تغطي كل هذه الأعضاء الداخلية.

يبدو الجهاز القصبي في يرقات نحل العسل مماثلاً للنظام الأساسي في النظام القصبي للحشرات الأرضية عموماً. ولكن في الحشرات الكاملة يحدث غالبا بعض التحورات. ففي كثير من الحشرات تظهر بعض القصبات الهوائية عريضة على فترات، وتفقد التغلظات الجليدية لتكون أكياس هوائية قابلة للضغط Compressible air sacs. وهذه الأكياس قد تكون تمددات أو استطالات من القصبات الهوائية أو أنها تمتد إلى أكياس كبيرة جدا تحتل حجم واضح من فراغ الجسم عندما تكون مليئة بالهواء. وللحشرة الكاملة لنحل العسل أكياس هوائية متطورة بدرجة كبيرة (الشكل رقم ٦,٥). ومن الغريب أن كثير من القصبات الهوائية تفتقر إلى التغلظات الجليدية واللويفات الدقيقة الجليدية النامية جدا، وتظهر من حيث التركيب بصورة أكبر في الشكل للأكياس. في مقدم الصدر، يخرج جزعان قصبيان من الزوج الأول من الثغور التنفسية ويمتدا للأمام من خلال الرقبة للرأس حيث يتمددا مكونين ثلاثة أكياس هوائية تغطي المخ والفصين البصريين والجزء الجبهي من الرأس [١]. يحتاج الجهاز العصبي إلى تدعيم وفير من الأكسجين، لذلك يخرج من الأكياس الهوائية التي تغطي المخ والعقد العصبية البصرية أعدادا كبيرة من القصبات الهوائية التي تنقسم عدة مرات مكونة القصيبات الدقيقة التي تتفرع لجميع أجزاء المخ مكونة شبكة غنية تغذي المساحات العصبية المعنية بمناطق الاشتباك العصبي. ويتجه الجذعان القصبيان الرئيسيان أيضا للخلف ليصل بأفرع خاصة بنظام معقد من الأكياس الهوائية تغذي الأرجل وعضلات الطيران الموجودة في الصدر. ومن الناحية القاعدية تبدو هذه الأكياس بعضها وسطي والآخر بيني والثالث جانبي للتأكد من أن عضلات الطيران الكبيرة الظهر. بطنية والظهر طولية محاطة بالأكياس الهوائية، والتي يخرج منها فروع قصبية تستدق تدريجيا إلى أن تدخل العضلات. وترتبط كل هذه الأكياس الهوائية وتزود بالثلاثة أزواج الأولى من الثغور التنفسية.

يترك معقد الأكياس الهوائية الصدرية أنبوبتين قصبيتين كبيرتين ويخترقا الخصر ليصلا إلى البطن



الشكل رقم (٦,٥). في النحلة البالغة تتمدد الجذوع القصبية الطولية في أكياس هوائية كبيرة. تخرج الجذوع القصبية الكبيرة (tt1) من الثغر التنفسي الأول (s1) ويمر للأمام في الرأس وتتمدد في ثلاثة أكياس هوائية تغطي قمة المخ (a1) وتغذي العيون المركبة والفصان البصريان (a2) والجانب السفلي من المخ، وأجزاء الفم (a3). من هذه الأكياس الهوائية، تخترق عدد كبير من القصيبات الدقيقة من الناحية الخلفية وتخرج بعض الفروع من الجذوع القصبية للثغر التنفس الأول لتكون معقد من أكياس هوائية متماسكة (a4 , a5, a6, a7, a8) والتي تغذي منطقة الصدر.يفتح الثغران التنفسيان الثاني والثالث (s2، s3) أيضا في هذه الأكياس الهوائية. يمتد جزعان قصبيان كبيران (tt2) من المعقد الصدري خلال الخصر (ptl) إلى البطن حيث يتمدد إلى كيسين هوائيين صغيرين في البطن (غير مرئيين في هذا الشكل). تفتح الثغور التنفسية من خلال روابط مستعرضة (النجمة). يقع زوج الثغور التنفسية البطنية (s3) على الخصر. ويلاحظ أن زوج الثغور التنفسية البطنية الثامنة مختفية داخل حجرة آلة اللسع. تنغمس القصبات الهوائية الخارجة من هذه الأكياس الهوائية في الأنسجة البطنية (عن سنودجراس Snodgrass (١)).

حيث يمتدا ويتضخما على هيئة كيسين هوائيين جانبيين هائلين يمتدا خلال الخمسة حلقات البطنية الأولى التي تلي الخصر. وترتبط الأكياس الهوائية بالثغور التنفسية البطنية على كل جانب، ومع بعضهما بواسطة موصلات مستعرضة، وهذه تعطي قصبات هوائية تتفرع حول جدار الجسم من الداخل، والقلب، والأعضاء الأخرى الموجودة في كل حلقة من حلقات الجسم.

يتم دعم عضلات الطيران في الحشرات بالأكسجين، حيث اهتمت الدراسات بهذا الموضوع من خلال الحقيقة التي تؤكد أن هذه العضلات هي انشط العضلات الموجودة بجسم الحشرة. فالأجسام السبحية (الميتوكوندريا) تعتبر المكان الحاسم لأيض الطاقة في عضلات الطيران. ويمكن هذه الأجسام أن تحتل حوالي ٣٠ - ٤٠٪ من كتلة العضلة (الشكل رقم ٦,١)، ويعتبر المدد الأكسجيني الكافي لها ضروري اثناء الطيران. يتكون الدعم القصبي لعضلات الطيران من دعم القصبات الأولية المنتشرة، والقصبات الكبيرة التي قد تتمدد في الأكياس الهوائية كما هو الحال في النحلة. وتلتف هذه الأكياس حول الألياف العضلية ويخرج منها قصبات قصيرة وكثيرة جدا في العدد؛ وهي القصبات الثانوية لجهاز الطيران. غالبا ما يحدث مباشرة في النحلة أن تقوم القصبات الثانوية بالتفرع مكونة أعداد هائلة من القصيبات (المجموعة الثالثية) التي تدخل العضلة من الناحية المستعرضة، ويتكرر تفرعها [٢]. وتدخل الفروع الأخيرة إلى العضلة لمسافة عدة ميكرومترات قليلة على طول العضلة. ويمكن أن يدعم الغشاء العضلي أيضا بأنابيب دقيقة مستعرضة على مسافات يطلق عليها "T system" التي تشكل جزءً من آلية إثارة العضلة. وتدخل بعض القصيبات الهوائية الأنابيب الدقيقة المستعرضة وتزيد من إثارة مقدم العضلة. ويقل قطر القصيبة الهوائية من ٠,١ -٠,٢ ميكرومتر إلى حوالي ٠,٠٥ -٠,٠٨ ميكرومتر عند التقائها بالأجسام السبحية. ويلاحظ أن كل جسم سبحي في عضلة طيران النحلة يكون إما قريب أو متصل بالقصيبات الهوائية (الشكل رقم ٦,١)، ولذلك فإن الانتشار خلال سوائل الجسم ينتهي في هذا النسيج النشط جدا.

كيف يصل أكسجين كافي إلى الخلايا التنفسية؟
How does enough oxygen reach the respiring cells?

عرفنا أن الأنابيب الدقيقة التي تحتوي على الهواء الجوي تصل إلى مسافات داخل الجسم بحيث تكون قريبة جدا ومتاخمة لكل خلية من خلايا الجسم. وقد ظهر من الحسابات التي أجريت على أساس أبعاد الأجهزة القصبية للحشرات التجريبية أن الانتشار الغازي وحده يمكن أن يقابل الاحتياجات التنفسية للحشرات الصغيرة، أو للحشرات الأكبر حجماً عندما تكون غير نشطة [٣]. ولو أن الحشرات يمكنها التحول من الحالة غير النشطة إلى الحالة النشطة جدا بسرعة كبيرة. ففي النحلة، توجد زيادة في استهلاك الأكسجين تعادل ٥٠ مرة عند تحولها من حالة الراحة إلى حالة الطيران. ويمكن مقارنة ذلك بالإنسان الذي يحتاج على زيادة تعادل ٢٤ مرة عند تحوله من حالة الراحة إلى حالة النشاط العالي جدا.

وقد تم قياس استهلاك الأكسجين في عضلات النحلة خلال الطيران برفرفة الأجنحة، وقدر بحوالي من ٧٩ ملليلتر إلى ٩٤ ملليلتر أكسجين لكل جرام من العضلات في الساعة. ويعتبر هذا معدل أعلى من ذلك الذي يمكن تقديره في كثير من الحشرات الأخرى [٤]، مع عدم وجود تراكم للدين الأكسجيني Oxygen debt أثناء النشاط.

هل يعتبر الانتشار الغازي البسيط كافياً ليقابل احتياجات الحشرة النشطة ؟
Is simple gaseous diffusion sufficient to meet the needs of the active insect?

أوضحت الدراسات الحديثة أن معظم الحشرات، بما فيها النحل، تعمل على تهوية القصبات والأكياس الهوائية عندما تكون نشطة، وفي كثير من الحالات حتى عندما تكون في حالة الراحة، وينتج عن ذلك تبادل الغازات [٥]. ويقترن التدفق الهائل للهواء مع وفرة الدعم القصبي لعضلات الطيران، مما يؤكد وجود كمية مناسبة من الأكسجين خلال الطيران.

تتحقق التهوية في معظم الحشرات بحركات البطن الرافعة والخافضة. وقد يأخذ ذلك شكل الضغط الظهري- البطني وتمدد حلقات البطن أو، كما في

النحلة ، الاستطالة السريعة مع انقباض البطن المصحوبين بالتمدد والضغط الظهري- البطني . تعمل حركات البطن الرافعة والخافضة كمناطق ضغط للجهاز القصبي مثل الأكياس الهوائية وأي قصبات هوائية ذات شكل بيضاوي أو غير مقواه بحلقات من التغلظات الجليدية . ويمكن أن تؤثر الأكياس الهوائية البعيدة عن عملية الضخ من خلال إزاحة الهيمولمف أو سوائل الجسم بالحركات الرافعة والخافضة . فإذا ظلت الثغور التنفسية مفتوحة تحدث التهوية المدّية؛ بمعنى أن حركات التهوية تقوم ببساطة بضخ الهواء في وخارج الجهاز القصبي خلال نفس الثغور التنفسية .

وحيث أن الحشرات عرضة لأي مؤثرات ضارة تؤدي إلى جفافها وفقدان الرطوبة منها ، فإنه يوجد بها عدد من التكيفات التركيبية التي تقلل من فقدان الماء منها بما فيها وجود طبقة شمعية ضمن مكونات الجليد السطحي وانسحاب السطوح التنفسية إلى داخل جسم الحشرة . وهذا يؤدي إلى أن تصبح الفتحات الموجودة بالجهاز التنفسي هي المصدر الأساسي لفقد الماء من الجسم . وفي الغالبية العظمى من الحشرات تتطور آليات غلق الثغور التنفسية التي يمكن أن تقفل فتحات الجهاز التنفسي إلا عند حدوث عملية تبادل الغازات . وتكون آليات التحكم في فتح وغلق الثغور التنفسية قادرة على توازن الاهتمامات المضادة؛ أي تبادل كفء للغازات مع انخفاض في فقد الماء نتيجة عملية التنفس .

في كثير من الحشرات الهادئة أو الساكنة ، يمكن إثبات أنه أثناء دورات التنفس تظل الثغور التنفسية مغلقة تماما ، وبالتالي لا يحدث تبادل غازات . ويستغل الأكسجين الموجود فعلا في القصبات الهوائية ، أما ثاني أكسيد الكربون الناتج (CO_2) فإنه يخزن بصفة مؤقتة داخل الحشرة على هيئة كربونات هيدروجين (بيكربونات) في الأنسجة ، وبالتالي ينشأ ضغط سلبي في القصبات الهوائية . وفي المرحلة الثانية من الدورة التنفسية ، يصنع كل ثغر تنفسي فتحة صغيرة وحركات إغلاق (عادة يطلق عليها عملية رفرفة الثغر Fluttering) حيث يسمح ذلك للهواء بأن يمتص بالداخل بواسطة الضغط القصبي السالب . وفي النهاية تفتح الثغور على مصراعيها حيث يتم تحرير وطرد كميات كبيرة من ثاني أكسيد الكربون مصاحبا لعملية ضخ هوائي في بعض الحشرات . وعندما يمتص الهواء بواسطة الضغط السالب خلال فترات "رفرفة الثغر" فإن هذا النموذج من الدورة التنفسية يطلق عليه التهوية بالسحب السالبPassive suction ventillation [٦]، وهذه تساهم مساهمة فعالة في المحافظة على الماء داخل الحشرة حتى في حالة حركات التهوية بالضخ لجزء قصير من الدورة .

عندما تصبح الحشرة نشطة وخاصة عندما تبدأ في الطيران ، فإن الحاجة إلى تبادل الغازات تأتي في المقدمة ، وتفوق ضرورة المحافظة على الماء داخل الجسم . وتفتح الثغور التنفسية وخصوصاً تلك الموجودة بالصدر ثم تبدأ حركات التهوية بالضخ . وفي بعض الحشرات تحدث أيضا تهوية ذاتية Autoventillation كتأثير جانبي لحركات الطيران؛ فالتغيير في شكل الصدر نتيجة انقباض العضلات قد يضغط على القصبات الهوائية الموجودة وبذلك تحدث التهوية الذاتية . ومع ذلك يعتقد أن هذه الحالة لا تحدث في النحلة لأن نطاق الانقباض العضلي أثناء الطيران يكون صغيراً جدا ، ولو أنه يعتقد حديثا أن التهوية الذاتية قد تلعب دورا ما في النحل الطنان [٦] Bumble bees.

في كثير من الحشرات ، يمكن أن يتزامن حركات صمامات الثغور مع حركات التهوية لإنتاج التدفق المباشر للهواء خلال الحشرة . والأكثر شيوعا هو حدوث تدفق مباشر للهواء خلال القصبات الهوائية الابتدائية للصدر أثناء الطيران . ويسحب الهواء للداخل عند مقدم الصدر ويطرد من خلال الثغر التنفسي الثالث بالصدر أو الأول بالبطن ، أو من خلال الثغور التنفسية البطنية الأخيرة .

ثانياً: ماذا نعرف عن الحركات التنفسية في نحلة العسل ؟

What do we know about respiratory movements in the honey bee?

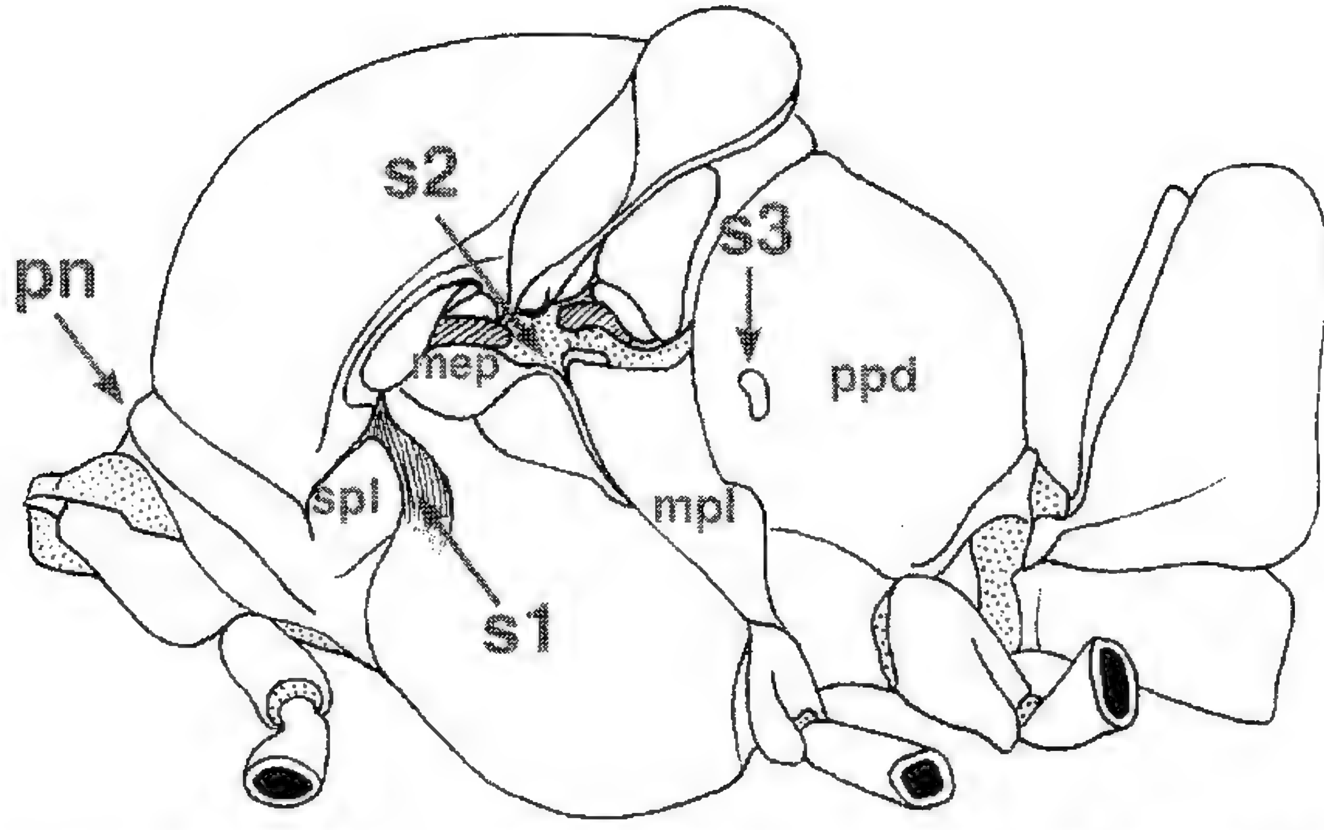
برغم أن طاقة الطيران ، بما فيها استهلاك الأكسجين ، قد تم دراستها جيدا ، فقد حظيت الحركات التنفسية في النحلة بالقليل من الاهتمام نسبيا . فمعظم الثغور التنفسية صغيرة وصماماتها على البطن مختفية داخل بهو خارجي ، وبالتالي فإن ملاحظات أو قياسات حركات الثغور يعتبرا من الصعوبة بمكان ، بل يستحيل إجراء ذلك خلال الطيران الطولي .

يوضح تركيب الثغور التنفسية في النحلة وجود عدد من أجهزة الفتح والقفل في الحشرات . يختفي الثغر

الأول ، الذي يقع تحت الزاوية الأمامية لقاعدة الجناح الأمامي المتصل بالحلقة الصدرية الثانية ، تحت فص مفلطح بارز من الحافة الخلفية لمقدم الذقن (الشكل رقم ٦,٦). ويحد حافة الفص أعداد من الشعيرات الجليدية الكثيفة المرتبة بنظام ، والتي تساعد أيضا على حجب الانخفاض العميق في الجليد المؤدي إلى مدخل الثغر التنفسي. وعند إزالة الفص ، يمكن رؤية الانخفاض الذي يؤدي للأمام إلى الغشاء البين حلقي Intersegmental membrane الموجود بين الحلقة الصدرية الأمامية والوسطى. ويقع الثغر التنفسي وهو الشكل البيضاوي في هذا الغشاء ويبلغ أقصى قطر له حوالي ٠,١٤ ملليمترا[١]. ترتبط صفيحة بالنصف العلوي من الثغر وتسمى غطاء الثغر Operculum، وهذه الصفيحة يمكن أن تجذب لأسفل لقفل الثغر بفعل بعضلة صغيرة مرتبطة ببروز داخلي من الصفيحة من أحد طرفها ومنغمسة من طرفها الآخر في الجدار البطني للصدر الأوسط (الشكل رقم ٦,٧ ،د). وعندما تنقبض العضلة ، تنجذب الصفيحة لأسفل عند الحافة السفلية للثغر: ولو أنه لا يوجد ما يثبتها جيدا على الحافة السفلية ، وهذا ما يؤدي إلى الحقيقة التي تفيد أن هذا الثغر هو نقطة بداية دخول طفيليات الحلم التنفسي Tracheal mites. وعندما ترتخي عضلة القفل فإن ليونة الصفيحة الجليدية تسبب حركتها لأعلى مرة أخرى.

يبدو الثغر التنفسي الثاني في الصدر صغيراً بدرجة كبيرة ويختفي في ثنية غشائية بين صفيحتين صدريتين هما الصفيحة العليا الوسطية Mesepimeron والصفيحة البلورية الخلفية Metapleuron (الشكل رقم ٦,٨). وكما هو الحال في الثغر التنفسى الأول في الصدر ، يفتح هذا الثغر مباشرة في القصبة الهوائية ، ولكن لا يظهر وجود جهاز قفل له. وعلى أساس حجمه ووضعه ، يمكن أن يساهم الثغر التنفسي الثاني في الصدر بدرجة قليلة في عملية تبادل الغازات في نحلة العسل.

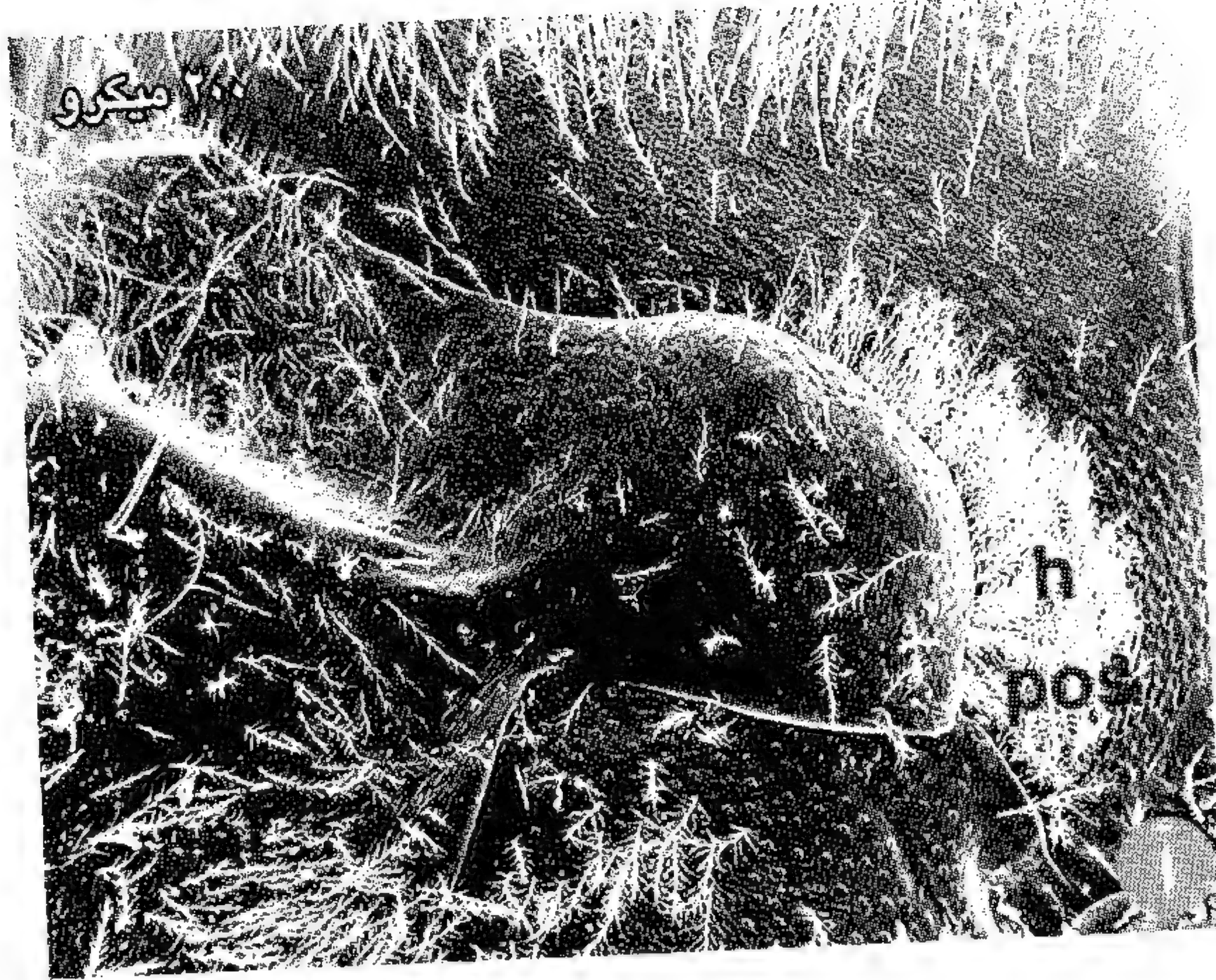
يوجد أكبر زوج من الثغور التنفسية على جانبي حلقة الخصر؛ الحلقة البطنية الأولى التي أصبحت مرتبطة بالصدر. هذان الثغران طويلان (٠,٢٣ ملليمتر) ذوي فتحتان بيضاويتان الشكل ويقعا جانبيا على الصفيحة الظهرية Tergal plate للخصر(الشكلين رقمي ٦,٦؛ ٦,٩). ويحاط كل ثغر بحافة جليدية

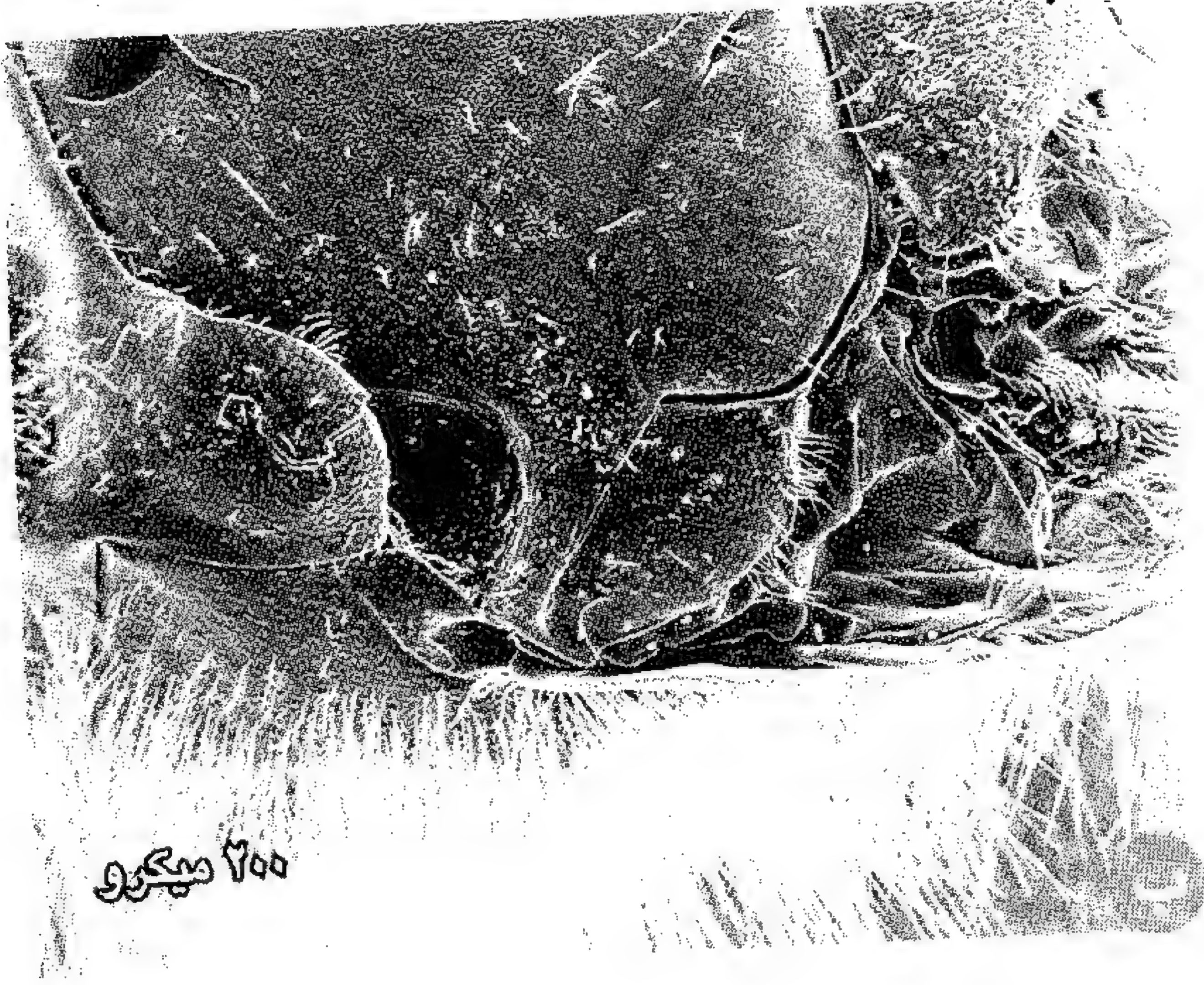


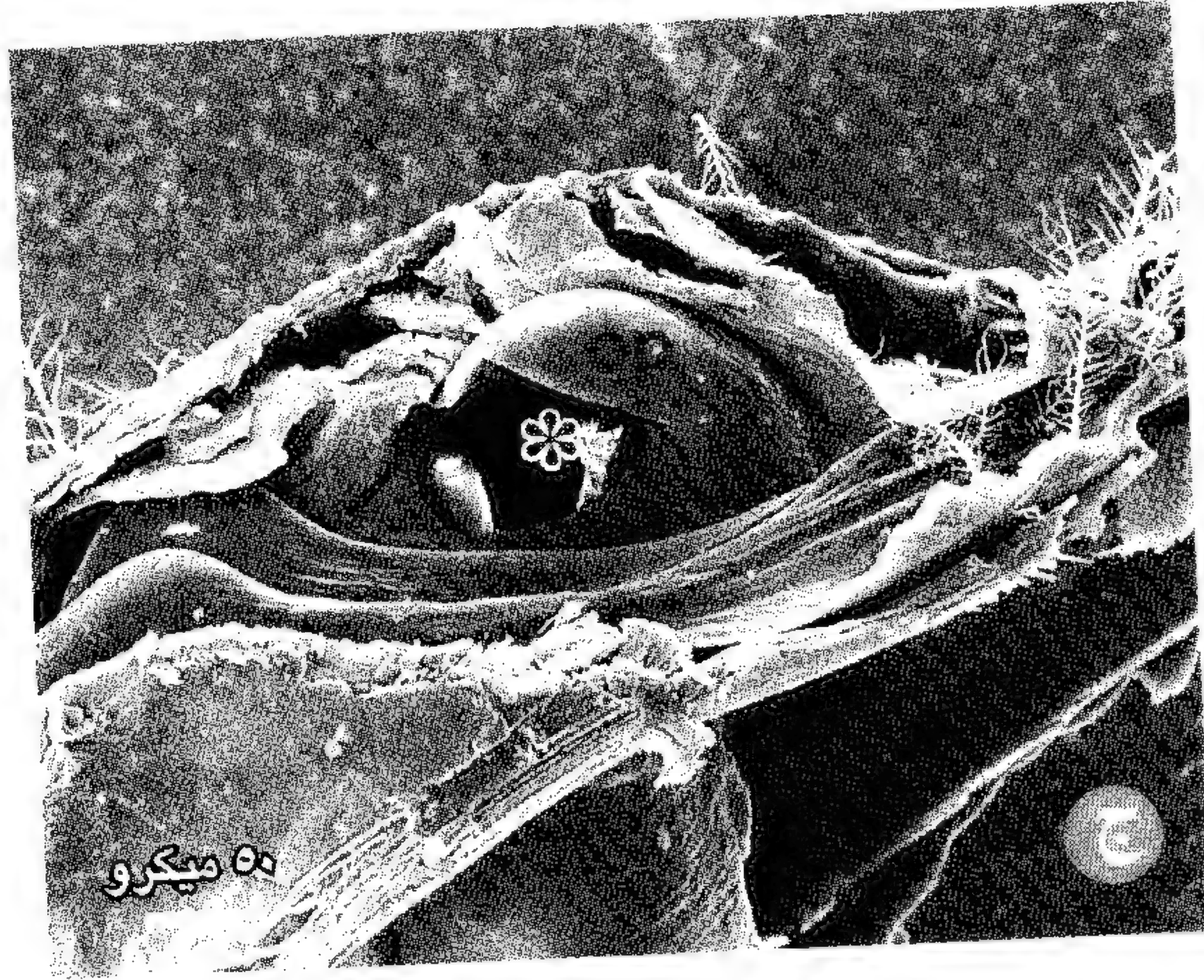
الشكل رقم (٦,٦). شكل جانبي لصدر شغالة نحل العسل يبين أماكن الثغور التنفسية. يقع الثغر الأول (s1) في الغشاء بين الحلقي بين حلقتي الصدر الأمامي والأوسط. ولا يُرى من الخارج حيث يكون مغطى بفص مفلطح يخرج من الحافة الخلفية لحلقة الصدر الأمامي (spl). يتم حماية فتحة الثغر التنفسي بمجموعة من الشعيرات على الفص الثغري وقد نحى الفص الثغري جانبا وأزيلت الشعيرات من الشكل. أما الثغر الثاني فهو صغير (s2) ومختفي داخل ثنية غشائية تحت تمفصل الجناح بين فوق الصفيحة العليا الوسطية (mep) وغشاء البلورا الخلفية. يقع الزوج الثالث من الثغور التنفسية (s3) في الخصر (ppd) ويعتبر أكبر الثغور التنفسية حجما وهو واضح من الناحية الخارجية (عن سنودجراس ١) Snodgrass).

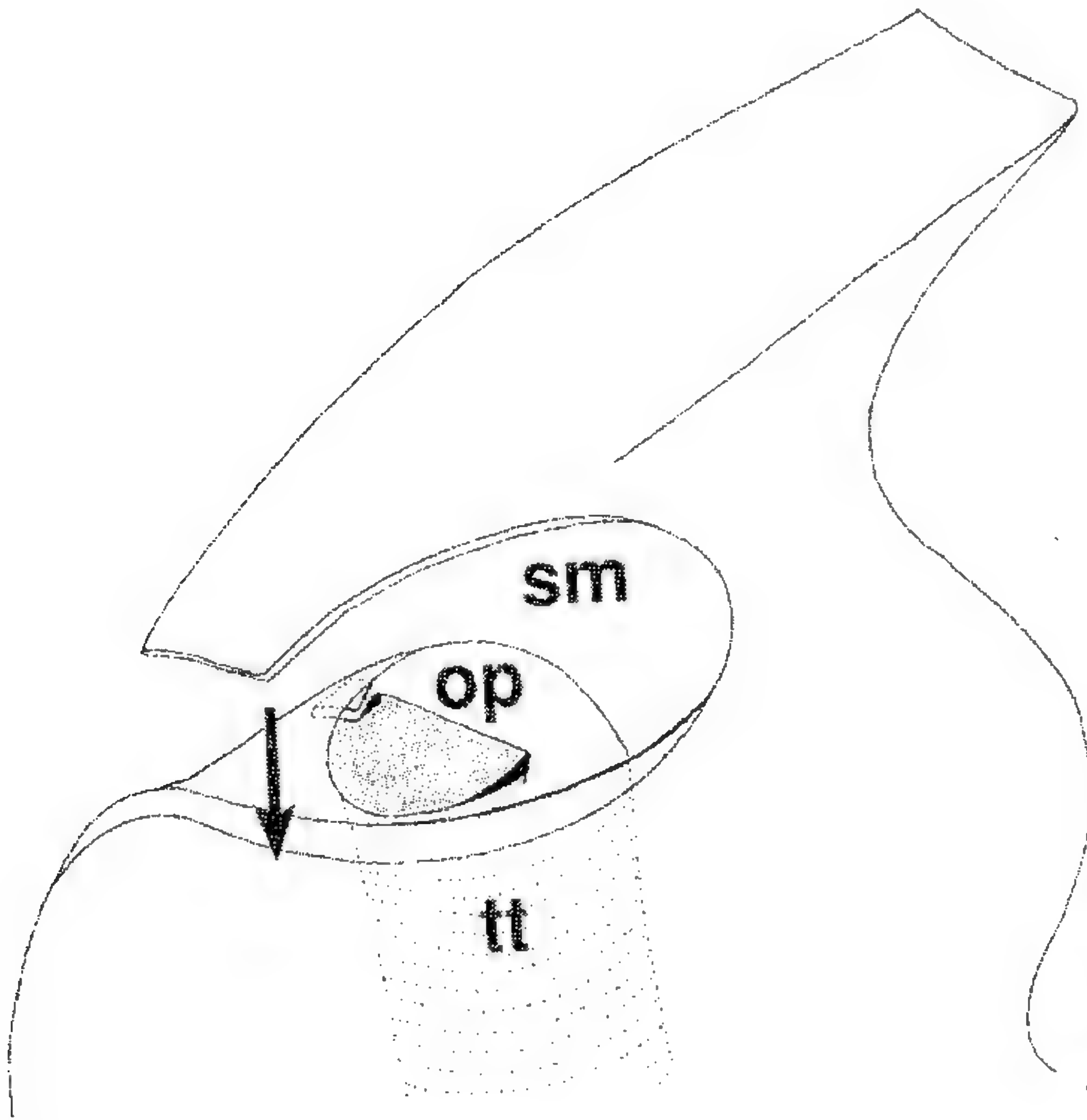
سميكة مرتبة بتجويف ضحل ، ومنه تخرج فتحة تقود إلى الجذع القصبي. ويمكن قفل هذا الثغر بواسطة صمام غشائي ذو حافة جليدية قوية التي تبرز للأمام من الحد الخلفي للحافة الجليدية ، ويوجد في تجويف تحت الشفة الأمامية للحافة [١] وتمتد حافة الصمام في فصين يدعمان ارتباط العضلات (الشكل رقم ٦,٩ ب، ج) التي عند انقباضها تنطلق حافة الصمام للأمام ، وبالتالي يدخل في التجويف الموجود تحت الحافة الأمامية ويعمل على قفل فتحة الثغر. يفتح الثغر بفعل العضلة الثانية التي تمتد بين الفص السفلي للصمام والجدار البطني للخصر. وعند انقباض العضلة تتفلطح حافة الصمام وينتج عن ذلك طرده من التجويف الأمامي وجذبه بعيدا عن الفتحة.

تقع الثغور التنفسية البطنية في الجدر الجانبية للصفائح الظهرية للحلقات البطنية الستة الأولى؛ الحلقات من الثانية إلى السابعة (الشكل رقم ٦,١٠). وفي الشغالة والملكة ، تنسحب الحلقات البطنية الثامنة والتاسعة والعاشرة في الحلقة البطنية السابعة ، لذلك فإن الزوج الأخير من الثغور التنفسية الذي ينتمي إلى الحلقة الثامنة يختفي داخل حجرة اللسع. وتتماثل الثغور التنفسية البطنية كلها في التركيب ، حيث يتكون









الشكل رقم (٦,٧). (أ) يختفي الثغر التنفسي تحت الفص الثغري (spl) الذي تحاط حافته بشعيرات دقيقة(h) وقد نزعت بعض هذه الشعيرات مع الشعيرات الصدرية المحيطة للتوضيح من الناحية الأمامية (ant) والخلفية (pos).

(ب)مجموعة الشعيرات تم إزالتها من الفص الثغري وتم تغيير وضع الفص نفسه إلى أحد الجانبين ليظهر تجويف عميق في الجليد (السهم) الذي يقود للأمام إلى فتحة الثغر.

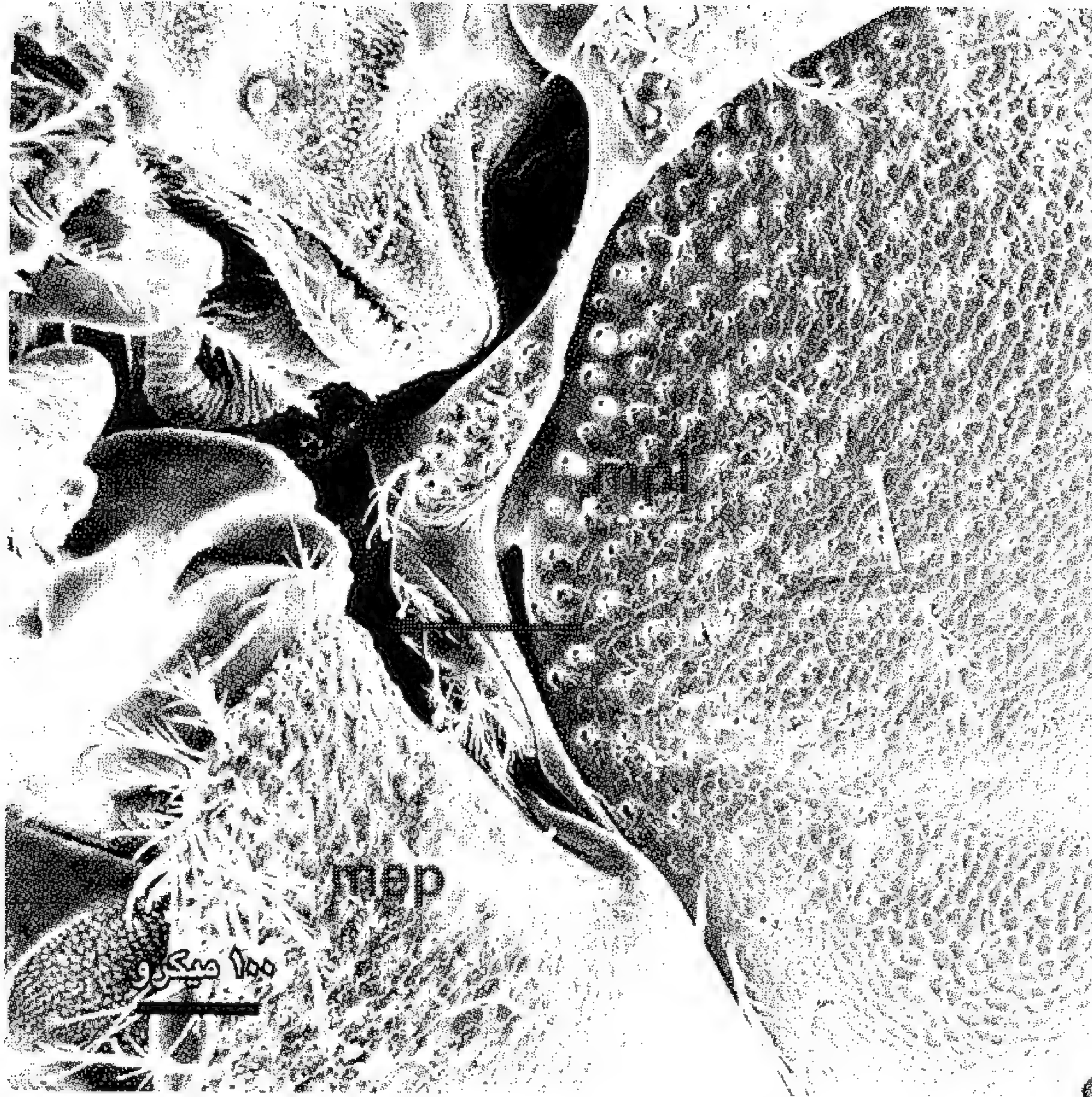
(ج) تم قطع الجليد المحيط لإظهار فتحة الثغر التنفسي (النجمة) عند نهاية التجويف. يلاحظ أن الثغر الأول لديه ميكانيكية قفل خارجية (op). يخرج ذراع صغير داخلي تحت حافة الغشاء المحيط بالثغر (السهم) ليرتبط بعضلات الإقفال. يفتح الثغر مباشرة في الجزع القصبي (tt) بدون كيس ثغري.

(د) ميكانيكية القفل في الثغر التنفسي الأول.

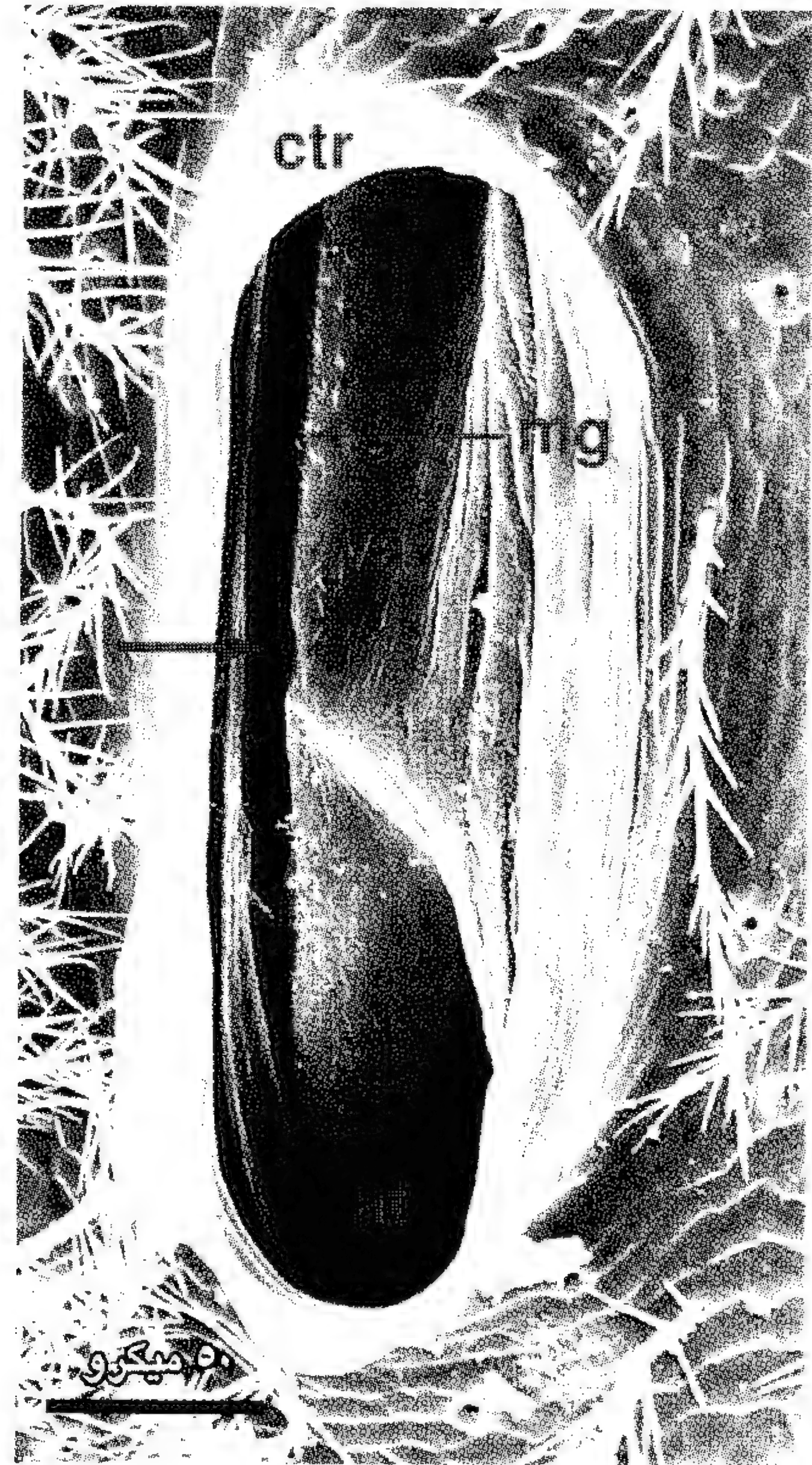
الثغر من شق طولي بيضاوي الشكل يبلغ حوالي٠,٠٦ ملليمتر في الطول [١]، ويكون أطول من ذلك في الذكر. ويفتح كل ثغر في حجرة أذينية أكثر عمقا من تلك الموجودة بالثغر الموجود في الخصر، مع وجود فتحة القصبة الهوائية في نهايته الداخلية. يحتوي البهو على شعيرات جليدية (الشكل رقم ٦,١١ ب، ج) ويحدث هذا عادة في الحشرات. ويعتقد أن هذه الشعيرات تعمل كمرشح تمنع دخول جزيئات الجسيمات الصغيرة في الجهاز القصبي، كما يعتقد أيضا أنها تقلل عملية فقد الماء وتبخيره من القصبات الهوائية، وبذلك تعمل على الاحتفاظ بالماء داخل جسم الحشرة. ويمكن غلق مدخل القصبة الهوائية بواسطة صمام يتشابه إلى حد كبير مع ذلك الموجود في ثغر الخصر. وداخل الثنية الغشائية، تمر العضلة الغالقة من جانب الحافة إلى الجانب الآخر. وعندما تنقبض هذه العضلة تنخفض الحافة السفلى من الثنية الغشائية في مقابل قاع مدخل القصبة الهوائية، وبذلك تقفل هذه القصبة (الشكل رقم ٦,١١ ج). وتمر العضلة الفاتحة من الزائدة البطنية الموجودة على حافة الصمام إلى جدار الناحية البطنية Sternum. وعندما ترتخي العضلة

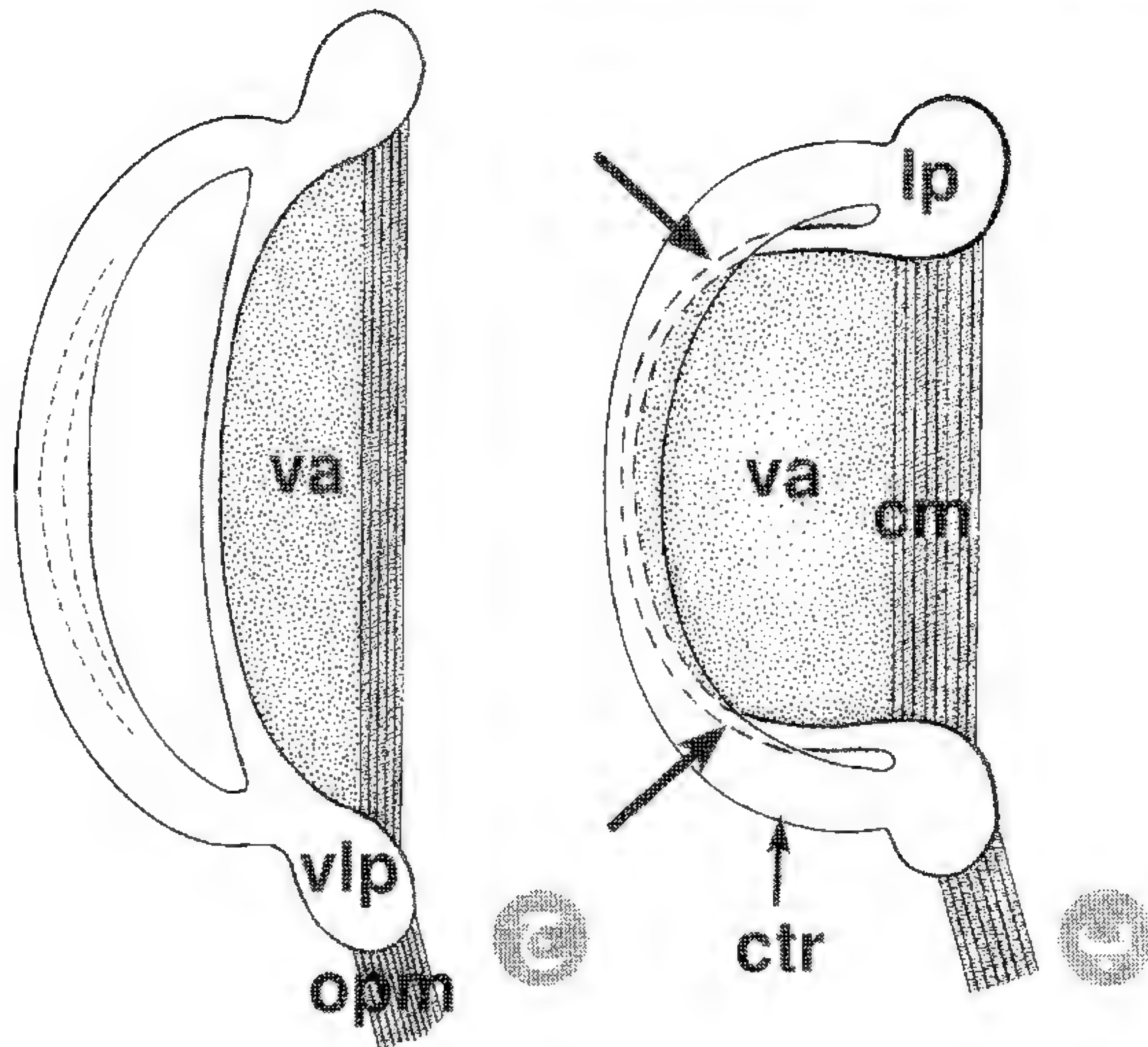
الغالقة وتنقبض العضلة الفاتحة يبتعد الصمام الغشائي عن مدخل القصبة الهوائية، وتكون هذه الحركات غير مرئية من خارج الثغر التنفسي الذي يجعل من الصعوبة بمكان اختبار الحركات التنفسية للنحلة بالتفصيل.

يمكن رؤية حركات التهوية البطنية بوضوح شديد عندما تحط النحلة من الطيران. وتحتوي الحلقات البطنية على صفيحة ترجية ظهرية وصفيحة إسترنية بطنية. وتتداخل مؤخرة كل صفيحة ترجية مع الحافة الامامية للصفيحة التالية، وتظهر الصفائح الاسترنية نفس النظام والترتيب. وترتبط الصفائح المتداخلة بواسطة غشاء مرن وهذا يسمح لهم بالانزلاق الواحدة على الأخرى، وبذلك يمكن للبطن أن تستطيل أو



الشكل رقم (٦,٨). الثغر التنفسي الثاني الصغير الذي يقع في عمق الثنية الغشائية (السهم) بين النهايات العلوية لصفيحتي الصدر الأوسط وفوق الصفيحة العليا الوسطية (mep) وبلورا الحلقة الصدرية الخلفية (mpl). وقد نزعت الشعيرات الصدرية لكشف الثنية.

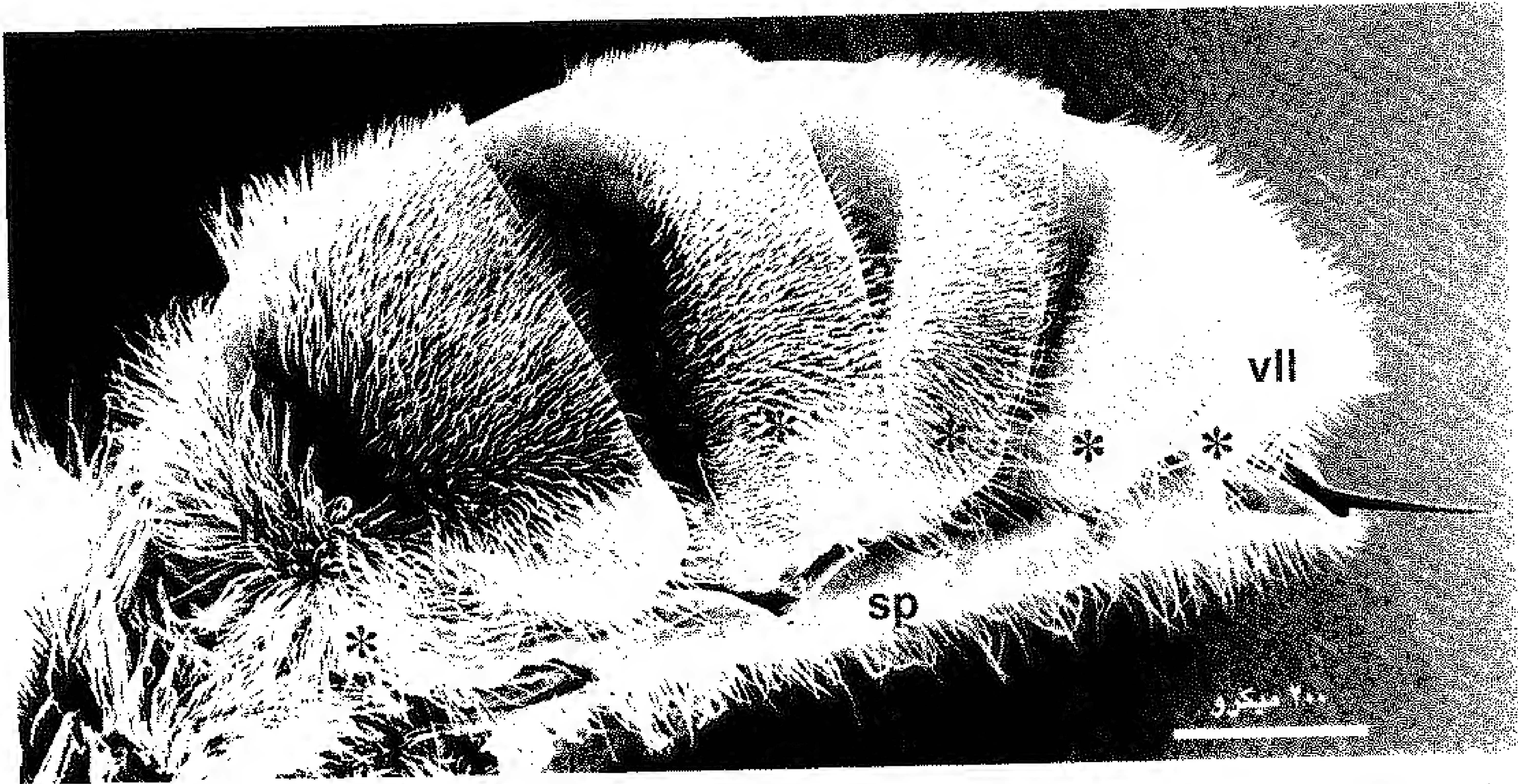




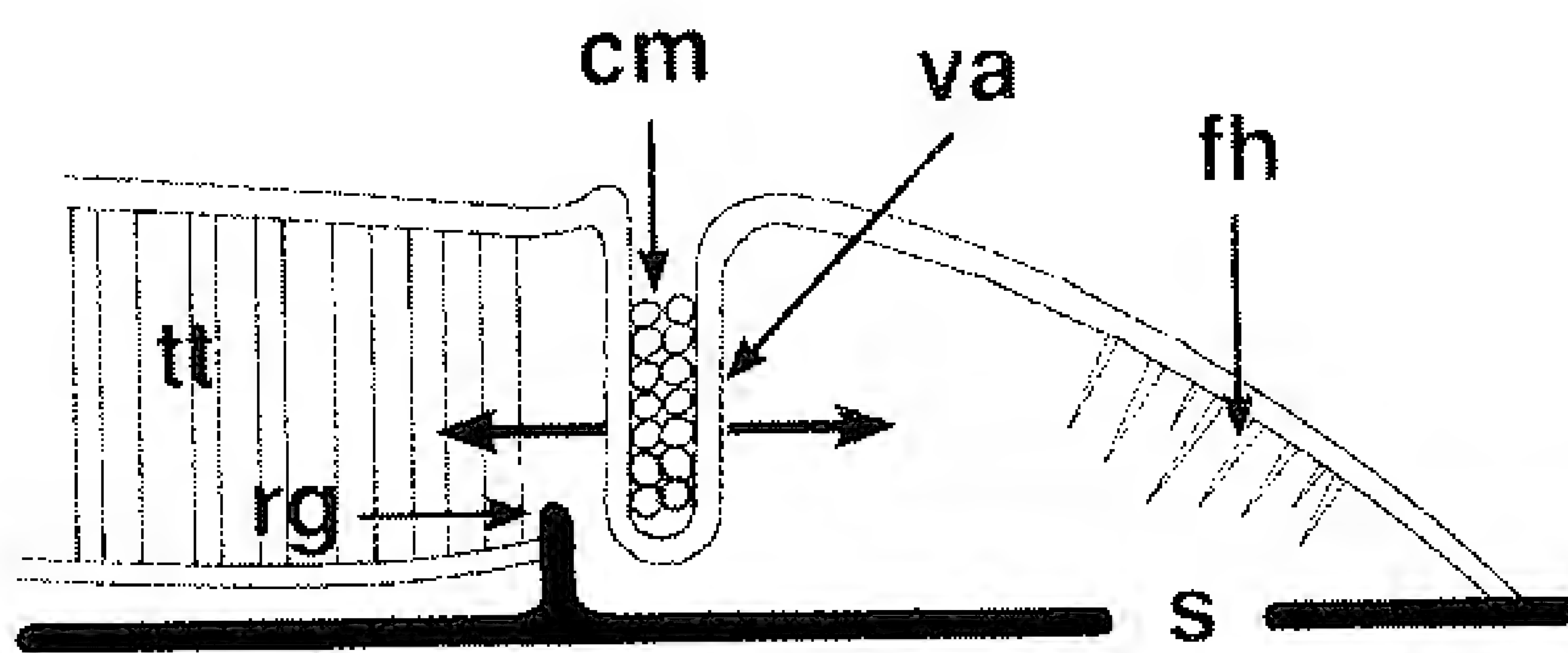
الشكل رقم (٦,٩). (أ) الثغر التنفسي الثالث الذي يقع على حلقة الخصر في الصدر حيث يحتوي على فتحة بيضاوية طويلة طولها ٠,٢٣ ملليمتر وقطرها من أعرض منطقة حوالي حوالي ٠,٦ ملليمتر (١). تحاط فتحة الثغر بحافة جليدية (ctr) التي تشكل تجويف (at) لايحتوي على جهاز تنقية. الفتحة القصبية في هذا المثال تكون ملاصقة لشق ضيق (السهم) مزود بصمام كبير (va). يتكون الصمام من ثنية غشائية ناعمة ذات حافة مغلظة قوية (mg).

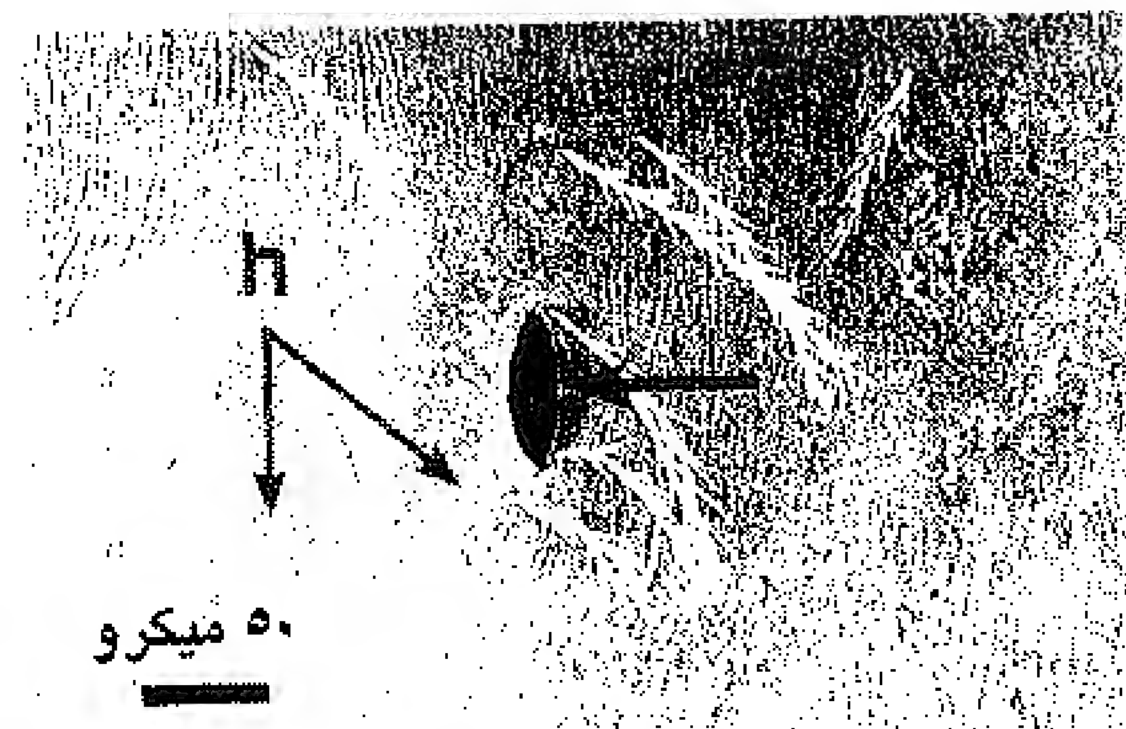
(ب) منظر داخلي لثغر الخصر وهو مغلق. للصمام الغشائي (va) فصوص داخلية على هيئة زوائد (lb). تسير عضلات القفل (cm) بين هذه الفصوص وعندما تنقبض يصبح الصمام محدبا للخارج وتصبح حافته السميكة والمغلظة داخل تجويف (الأسهم) وبالتالي يقفل الفتحة.

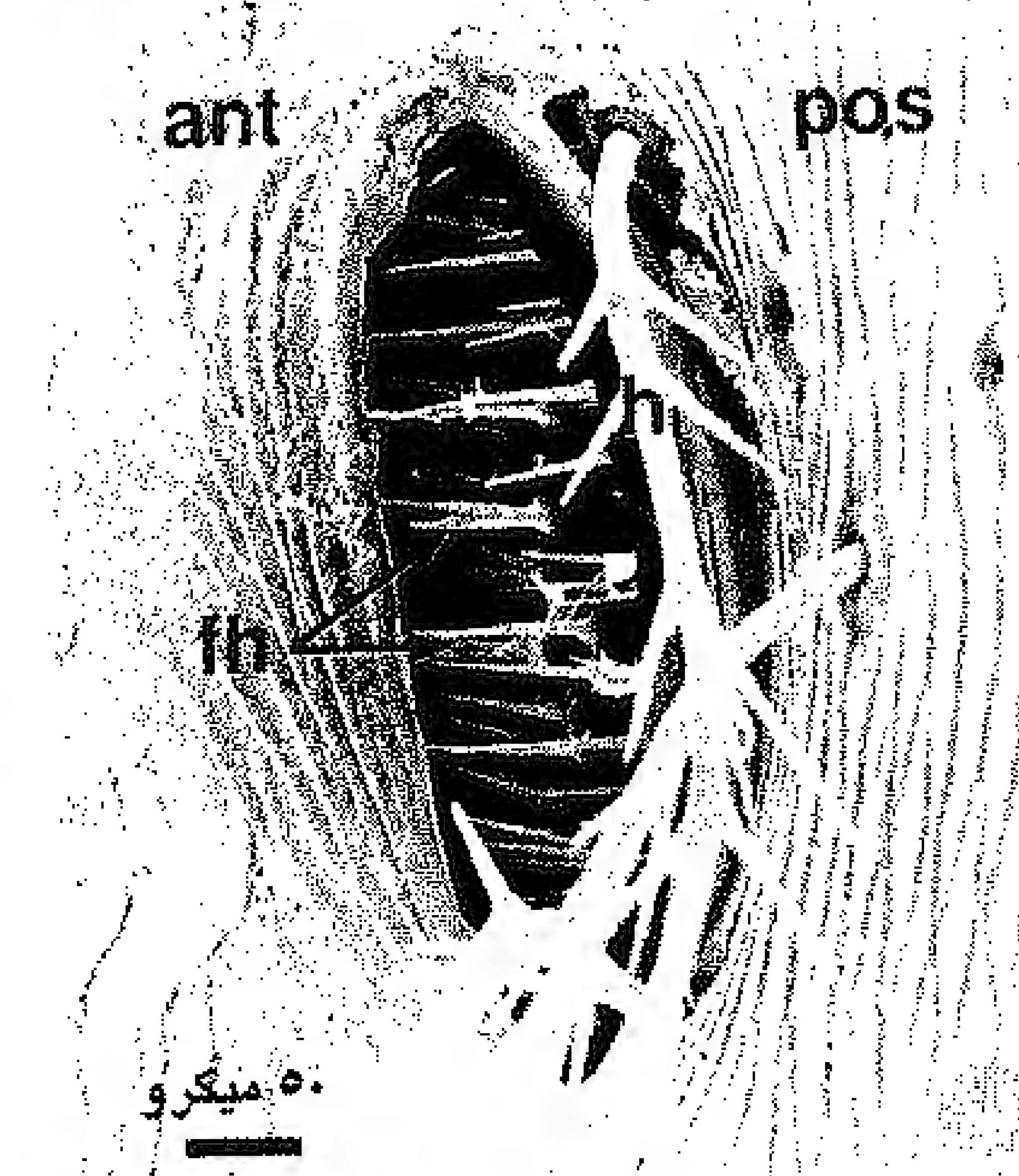
(ج) منظر أمامي لثغر تنفسي مفتوح. تسير عضلات الفتح من الفص البطني (vib) للصمام (va) إلى جدار حلقة الخصر الصدرية. عندما تنقبض هذه العضلة وترتخي عضلة القفل يتفلطح الصمام ويهبط خارج التجويف وبالتالي يفتح الثغر. وتختلف درجة تفلطح الصمام باختلاف درجة نشاط عضلة الفتح (عن سنودجراس Snodgrass (١)).



الشكل رقم (٦،١٠). منظر جانبي لبطن شغالة نحل العسل يبين وضع الثغور التنفسية (النجوم) على الجهة اليسرى من الجسم. توجد فتحات الثغور التنفسية المزدوجة واحدا على كل جانب من الصفائح الظهرية (tp). يوجد الزوج الأول من الثغور على الحلقة البطنية الثانية (II) حيث تندمج الحلقة البطنية الأولى في الصدر لتكوين الخصر. أما الزوج الأخير من الثغور فيوجد على الصفائح الثغرية للحلقة البطنية الثامنة حيث تقبع في حجرة آلة اللسع داخل الحلقة البطنية السابعة.أما باقي فتحات الثغور التنفسية فتختفي تحت الشعيرات التي تغطي حلقات البطن لاحظ الصفائح الاسترنية (sp).







الشكل رقم (٦،١١). (أ) الثغر التنفسي البطني الأول (السهم) ويظهر بعد إزالة معظم الشعيرات (h) الموجودة على الصفيحة الظهرية.

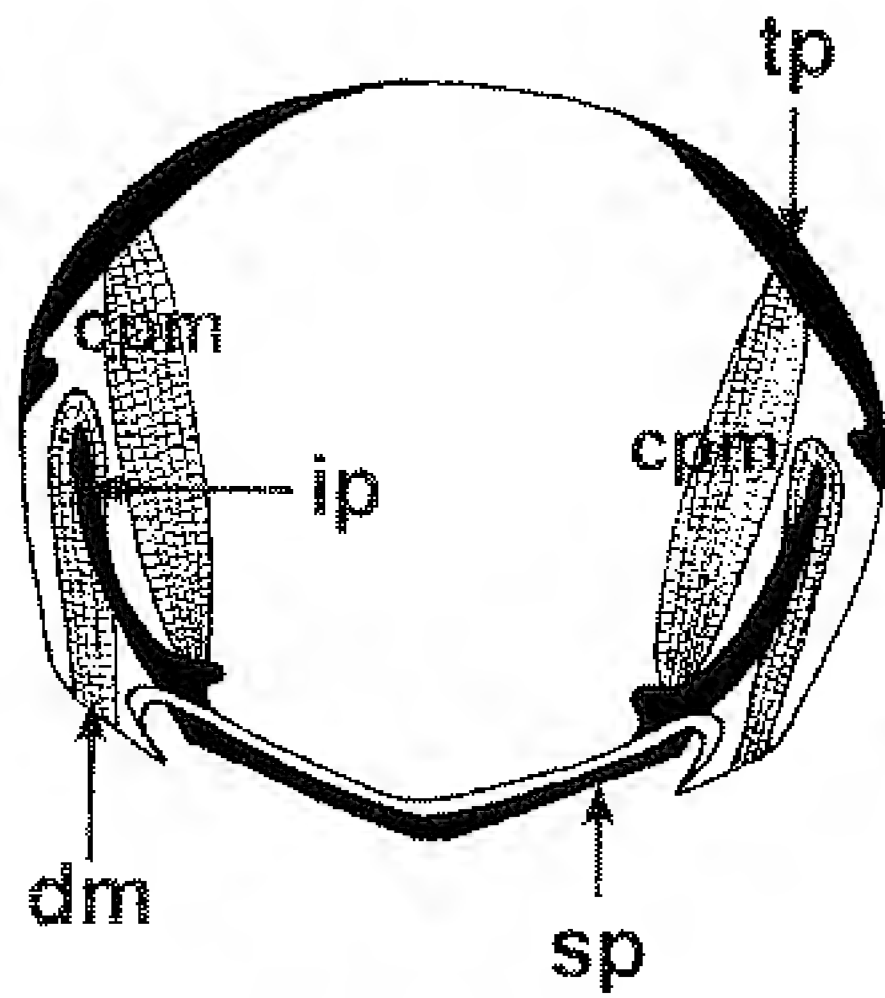
(ب)منظر يبين فتحة الثغر التنفسي ويظهر شعيرات التنقية (fh) عند مدخل الانتفاخ أو الكيس. لازالت بعض شعيرات الجسم الكبيرة موجودة حول المدخل من الناحيتين الأمامية (ant) والخلفية (pos).

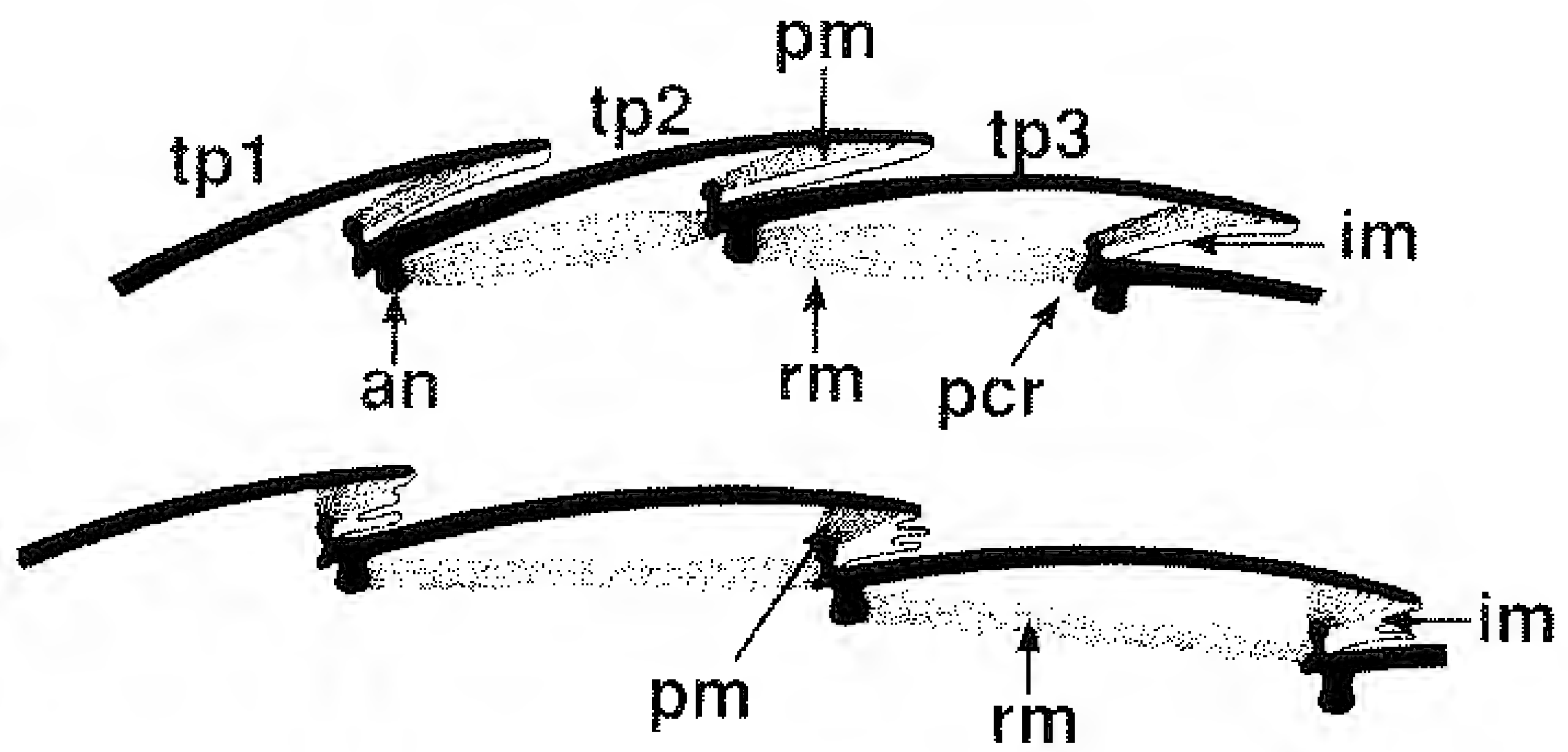
(ج) قطاع طولي خلال الثغر التنفسي البطني الأول. تفتح وتغلق الثغور البطنية بنفس الميكانيكية التي يعمل بها الثغر التنفسي في منطقة الخصر. يندفع الصمام الغشائي (va) ضد الحافة الجليدية الداخلية (rg) عند المدخل للجزع القصبي (tt) عندما تنقبض عضلة القفل (cm).عندما ترتخي هذه العضلة وتنقبض عضلة الحافة يصبح الصمام مفلطحا ويرتفع عن مكانه مبتعدا عن الحافة ويمكن أن يرى في هذا الوضع. توضح الأسهم اتجاهات حركة الصمام عندما يفتح ويقفل. تفصل عضلة الفتح بين أحد فصي الصمام وبين جدار الجسم (ولا تُرى في هذا الشكل).لاحظ وجود شعيرات التنقية (fh) في الانتفاخ أو الكيس، وفتحة الثغر التنفسي (S). (عن سنودجراس Snodgrass (١)).

تقصره. يتحقق وضع البطن العادي أو القصير بفعل زوجين من العضلات الشادة بين الترجة والاسترنة لكل حلقة. ويتكون الزوج الأول من عضلة كبيرة ظهرية وسطى على كل جانب من جانبي الترجة التي تسير من الحافة الداخلية السميكة عند مقدمة الصفيحة إلى الحافة الأمامية للصفيحة التالية. ويتكون الزوج الثاني من عضلة جانبية أصغر على كل جانب، وتسير من الجزء الأمامي للترجة إلى الحافة الأمامية القوية للصفيحة التالية. ويشكل زوجان العضلات ذات التنظيم المتماثل للعضلات الشادة للاسترنة. وعندما تنقبض كل هذه العضلات تماما يحدث أقصى تداخل للصفائح (الشكل رقم ٦,١٢ أ). وتستطيل البطن بواسطة عضلات الإطالة العكسية للترجة والاسترنة.

وتقع هذه العضلات القصيرة في الأغشية الملتفة للترجة والاسترنة، حيث تتداخل الصفائح. وترتبط هذه العضلات بمؤخرة إحدى الصفائح وبمقدمة الصفيحة التالية (الشكل رقم ٦,١٢ أ، الشكل التخطيطي الأسفل). وعندما تنقبض هذه العضلات، ينضم الغشاء بين الصفائح في الثنية وتنزلق الصفيحة الخلفية للخارج من تحت الصفيحة الأمامية، وينتج عن ذلك تقليل التداخل بين الصفائح وبالتبعية تقليل طول البطن [١].

يصاحب قصر وطول البطن تمدد و انكماش الجسم من الناحية الظهرية البطنية. ويمكن تحقيق ذلك بواسطة ثلاث عضلات تربط بين الترجة والاسترنة من كل جانب لكل حلقة. تربط عضلتان من الثلاثة مباشرة بين الترجة والاسترنة، وهاتان العضلتان تشدان





الشكل رقم (٦,١٢). (أ) حركات التهوية في النحلة وتتضمن الاستطالة السريعة والقصر السريع للبطن. يصاحب عملية الاستطالة تمدد بسيط من الناحية الظهرية البطنية وقصر في طول البطن. تحدد كل حلقة بطنية من الخارج بواسطة الصفيحة الظهرية التي تمتد جانبيا على كل جانب من جانبي البطن والصفيحة البطنية الأصغر (انظر الشكل رقم ٦,١٠). تتداخل الصفائح الظهرية والبطنية لكل حلقة مع نفس صفائح الحلقة التي تليها. ويوضح هذا الشكل طريقة حدوث الحركة للصفائح الظهرية (tp1، tp2، tp3). وبنفس الطريقة تحدث حركة الصفائح البطنية. ويسمح الغشاء بين الحلقات المرن (im) بحركة الصفائح بالنسبة لبعضها البعض. يقصر طول البطن عند حدوث أقصى تداخل للصفائح (الشكل التخطيطي العلوي) ويتحقق ذلك بفعل أربعة أزواج من العضلات القابضة في كل حلقة. على كل جانب من جانبي الجسم تسير عضلة قابضة ظهرية (rm) بين الحافة الداخلية السميكة لأحد الصفائح الظهرية (an) والحافة الأمامية للصفيحة التالية (pcr). أما العضلة القابضة الثانية فتسير من الجدار الظهري الجانبي إلى الحافة الأمامية للصفيحة التي تليها (لاترى في هذا الشكل). تؤدي العضلات البطنية نفس الحركات عند تغيير وضعها كما هو الحال بالنسبة للعضلات الظهرية. فالبطن تستطيل عند حدوث الحد الأدنى من تداخل الصفائح وذلك نتيجة فعل زوجين من العضلات الباسطة (pm) في كل حلقة. ترتبط هذه العضلات بالحافة الخلفية لأحد الصفائح الظهرية أو البطنية وبالحافة الأمامية للصفيحة التي تليها. وعند انقباض هذه العضلات تنزلق هذه الصفائح مبتعدة عن بعضها.

(ب)انقباض العضلات الظهرية البطنية وتمددها يؤدي إلى القصر والاستطالة على التوالي. ويتحقق ذلك بفعل زوجين من العضلات الضاغطة وزوج من العضلات الباسطة في كل حلقة من حلقات البطن. تسير العضلتان الضاغطتان في كل جانب من الجدار الجانبي للصفيحة الظهرية (tp) إلى الحافة الأمامية للصفيحة البطنية (sp). ونرى زوج واحد فقط (cpm) في القطاع العرضي في الحلقة البطنية الواحدة. يدفع انقباض هذه العضلات الصفائح الظهرية والبطنية أمام بعضها البعض بفعل العضلات القابضة التي تقلل حجم البطن. هذا الفعل يؤدي إلى الضغط على الأكياس الهوائية في البطن حيث تتصل العضلات الباسطة (dm) من الناحية البطنية بالجدار الظهري وتمتد ظهريا إلى النهاية العليا إلى زائدة طويلة جليدية داخلية (ip) (الأبوديم) للصفيحة البطنية، وانقباض هذه العضلات يؤدي إلي التباعد بين الصفائح البطنية والظهرية، وبالتالي زيادة استطالة البطن، ومن ثم زيادة حجم البطن.

الصفائح في اتجاه بعضها لتضغط على البطن عند انقباضها. وتصاحب هذه الحركة قصر طول البطن. وترتبط العضلة الثالثة بالترجة وترتبط الجهة البطنية منها مع نهايتها الأخرى الظهرية بالنهاية العليا لامتداد طويل جانبي داخلي للاسترنة (الشكل رقم ١٢,٦ أ، الشكل التخطيطي الأسفل). وعند انقباض هذه العضلة تنفصل صفائح الترجات عن صفائح الاسترنات، وبالتالي يتمدد البطن من الناحية الظهرية في اتجاه الناحية البطنية. ويصاحب هذه الحركة استطالة البطن في حركات التهوية. وبالطبع فإن نشاط هذه العضلات ليس معنيا بالحركات التنفسية في الحشرة؛ فهناك شواهد أخرى عندما تكون مرونة البطن مطلوبة. فقد يوجد درجات متباينة من الانقباض لهذه العضلات بين الحلقات لتساهم، مع غيرها من العضلات، في أنواع مختلفة من حركات البطن، مثل ميل البطن وانحنائها عندما تقوم الملكة بوضع البيض، أو تمددها عندما تحمل الشغالة حملا كبيرا من الرحيق في معدة العسل بها.

لقد تم اختبار التنفس في شغالة النحل البالغة تحت ظروف متباينة. فقد تم قياس استهلاك الأكسجين [٧]، [٨] وإنتاج ثاني أكسيد الكربون، وتسجيل حركات التهوية و/أو حركات الثغور التنفسية، وملاحظة حركة تيارات الهواء في غرفة الغازات بالنحلة [١٣]. ولو أن إجراء الملاحظات تحت ظروف مختلفة تماما لا يعطي صورة كاملة عن التنفس في النحلة خلال مراحل نشاطها المختلفة، بالرغم من وجود معلومات كافية تبين أن في النحلة، كما في الحشرات الأخرى، تختلف الحركات التنفسية باختلاف حالة نشاط الحشرة. وقد وجد أنه عند درجة حرارة أقل من ١٢°م، تظهر حالة اغماء نتيجة البرودة، أو يحدث شلل عضلي عام [٧] وبالتالي لا تحدث حركات تهوية بواسطة البطن. وفي هذه الحالة يحدث تبادل الغازات في النحل نتيجة الانتشار المستمر للأكسجين إلى الداخل ولثاني أكسيد الكربون للخارج عبر الثغور التنفسية، بالرغم من ذوبان بعض من ثاني أكسيد الكربون في سوائل الأنسجة والجسم عموما، ويمكن أن تفقد من خلال سطح الجليد عموما للحشرة [٩]. ومن المفترض أن يظل الثغر التنفسي للسطح الأمامي مفتوحا باستمرار أثناء حدوث الانتشار الغازي غير النشط، كما أن الثغر التنفسي الثاني الصغير جدا يظل مفتوحا دائما، أما الثغور البطنية فإنها قد تكون مفتوحة جزئياً إن لم تكن كليا. وعند درجة حرارة أعلى من ١٢°م، تتحول النحلة في حالة الراحة من الانتشار المستمر إلى نظام التهوية المتقطع بواسطة تيارات الحمل [٩]، وهذا يمكن ملاحظته عند درجة حرارة تصل إلى ١٥°م. وتنغلق الثغور التنفسية خلال الجزء الأساسي من الدائرة ولكنها تنفتح خلال فترات غير منتظمة عند مشاهدة حركات الضخ البطنية العنيفة. يحدث هذا عند تردد منخفض جداً، يصل إلى حوالي ٣٠ دورة/ساعة، وكل حركة عنيفة يصاحبها انطلاق ثاني أكسيد الكربون. وتجدر الإشارة أن حركات رفرفة الثغور، والتي أثناءها يحدث سحب الهواء داخل هذه الثغور، غير مرئية بوضوح في هذا النحل، لذلك فمن الممكن أن يدخل الهواء أثناء فترة التهوية البطنية فقط.

عند درجة حرارة أعلى من ١٥°م، يبدأ النحل في النشاط وعند درجة حرارة أعلى من ٢٨°م يمكن لعضلات الطيران أن تعمل طبيعيا. وتتغير الحركات التنفسية مرة أخرى عندما تصبح النحلة نشطة. وتتوقف الحركات العنيفة للتهوية البطنية بالتدريج وتصبح متقطعة عند زيادة حركات الضخ الترددية لتصل إلى ما بين ١٠٠ -٢٠٠ دورة/ دقيقة. وعندما تكون النحلة في حالة الراحة أو تكون ذات نشاط متوسط، تظهر التهوية المدّية مع حركة الهواء من وإلى الثغر التنفسي للصدر الأمامي، ومن الممكن حدوث ذلك أيضا للثغر الثاني [١٠]، ويظل الثغر التنفسي الثالث (ثغر الخصر) مغلقاً. ومن المحتمل أن تكون الحركة في الثغور التنفسية البطنية وخارجها ضعيفة في حالات الراحة، ولكن عند زيادة النشاط يمكن مشاهدة بدايات التدفق المباشر للهواء مع تدفق هوائي مباشر ضعيف خلال الصدر والبطن. وفي حالة النشاط الزائد، مثل الذي يحدث أثناء الطيران، يزداد إنتاج ثاني أكسيد الكربون. وعند التنبيه الاصطناعي بثاني أكسيد الكربون، يلاحظ أن فعل الثغور التنفسية مع ارتباطها بالحركات البطنية ينتجا تدفق مباشر للهواء خلال الصدر، الذي من المفترض أن يحاكي الحركات التنفسية الفعلية أثناء الطيران [١٠]. يسحب الهواء للداخل خلال الزوج الأول من الثغور عند تمدد البطن، و تقفل هذه الثغور بعد ذلك وتفتح ثغور الخصر عند انقباض البطن، ويندفع الهواء منهم بالقوة للخارج، وينشأ عن

هذا تدفق سريع للهواء خلال صدر الحشرة الطائرة. ويعتقد أيضا أن الهواء ينسحب للداخل خلال الثغور التنفسية البطنية عند تمدد البطن. وبعد ذلك، عند غلق الثغور البطنية، يندفع الهواء بالقوة للخارج من ثغور الخصر عند انقباض البطن. ولا يحدث عادة تيار مباشر من الهواء في اتجاهين خلال جسم النحلة. ولكنه مسجل علمياً في حشرات أخرى. وتزيد معدلات استهلاك الأكسجين بالصدر عند بداية عملية الطيران حتى يزداد مدى الطيران ويقل نفقات الطاقة (انظر الفصل السابع).

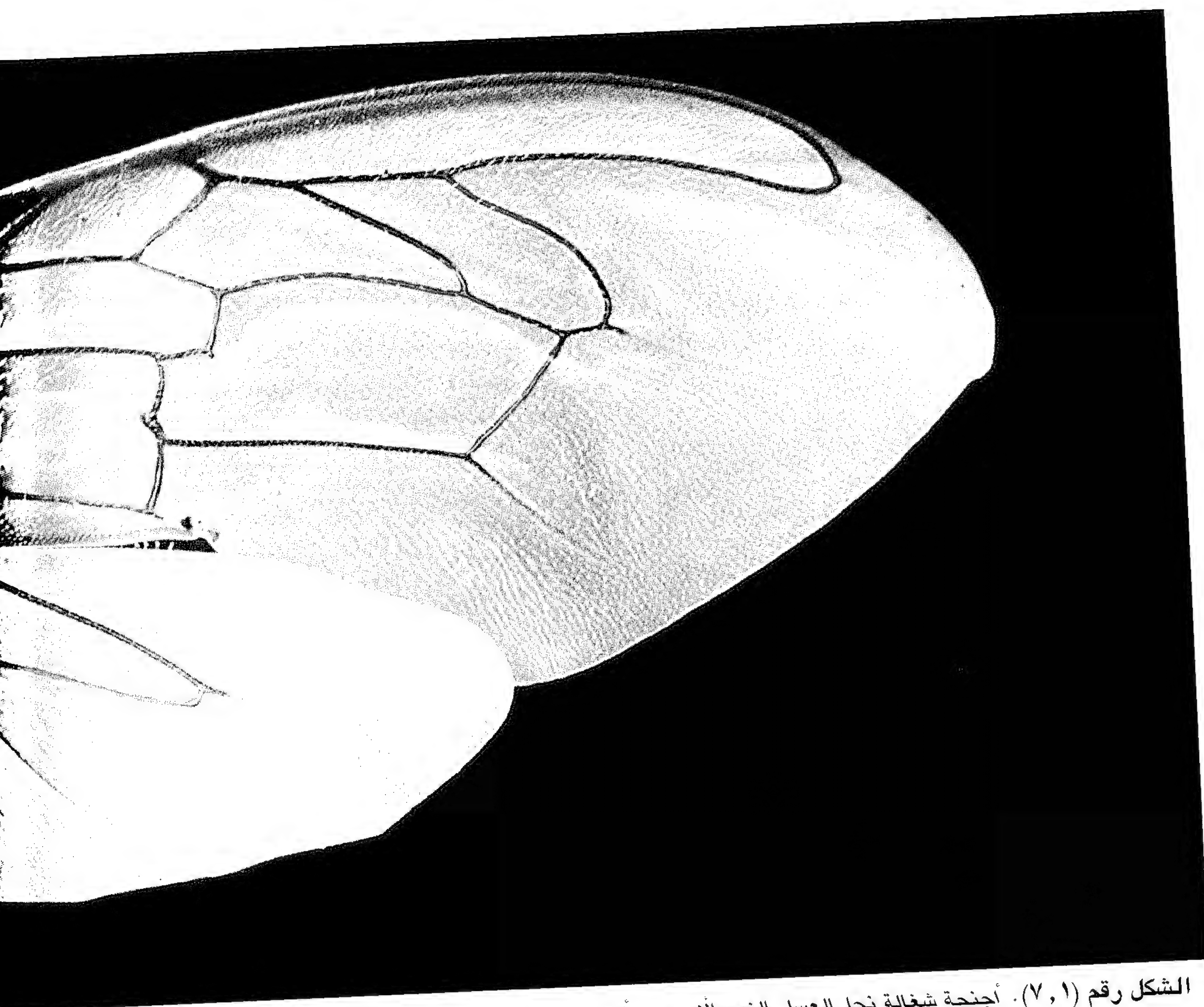
يتم التحكم في حركات الثغور التنفسية بدرجة كبيرة بواسطة الجهاز العصبي المركزي، حيث تغذى عضلات الفتح والغلق بخلايا عصبية محركة تقع أجسامها في العقدة العصبية المكونة للحبل العصبي الباطني Ventral nerve cord؛ فالخلايا العصبية المحركة الخاصة بعضلات القفل تقع في العقدة العصبية التي أمام الحلقة التي يوجد بها الثغر. ويمكن أن يتم تعديل نشاط هذه الخلايا العصبية المحركة مركزيا نتيجة نقص الأكسجين في الأنسجة أو عن طريق حالة التوازن المائي في الحشرة [١١]. وللمستويات المرتفعة من ثاني أكسيد الكربون تأثيرها المحيطي الأساسي، حيث تعمل مباشرة على عضلات الثغور التنفسية. فوجود جهازين للتحكم يسمح للحشرة بتبادل الغازات بكفاءة عند الراحة والنشاط معا، بينما تخفض إلى أقل حد لفقد الماء من الجسم. وتوضح أهمية الخفض في فقد الماء الحقيقة التي تبين أنه يوجد زيادة في تحمل ثاني أكسيد الكربون الموجود في القصبات الهوائية في الحشرات التي فقدت كمية من الماء، بينما يؤكد الفعل المباشر لثاني أكسيد الكربون على عضلات الثغور التنفسية إن الاختناق ليس نتيجة مقاومة الجفاف.

تنتج حركات التهوية عن طريق السيالات العصبية المتتابعة للعضلات المعنية في الحلقة، والتي تصلها عبر الخلايا العصبية المحركة في العقد العصبية البطنية للحبل العصبي الباطني. ويدعم التحكم العام محدد يهيمن على نشاط العقد العصبية الاخرى. وأينما يوجد هذا العامل المحدد فإنه يقع إما في العقدة العصبية البطنية الثالثة أو في العقدة العصبية الصدرية الأخيرة، ولكن مكانها على وجه الدقة غير مميز في النحلة حتى الآن. ويلاحظ أن نشاط العامل المحدد السابق الإشارة إليه يمكن أن يتأثر بالمراكز الحساسة لتركيز ثاني أكسيد الكربون في المخ والعقد العصبية الصدرية في بعض أنواع الحشرات. ويمكن لمراكز التهوية العصبية المحركة أن تقود مراكز النشاط للثغور التنفسية في العقد العصبية عند حدوث عملية التهوية، وبالتالي فإنه يتم التنسيق بين حركة الثغر التنفسي وحركات التهوية.

ثالثاً: حلم القصبات الهوائية
Tracheal mites

يصيب الحلم المتطفل من النوع *Acarapis woodi* النحل البالغ صغير السن من خلال دخوله لزوج الثغور التنفسية الأولى. فعند وصوله إلى سطح جسم العائل الجديد، ينجذب إلى المنطقة التي يقع فيها ثغر الحلقة الصدرية الأولى أولا بواسطة تذبذب قواعد الجناح، ثم بواسطة الاندفاع المتقطع للهواء الخارج من الثغر التنفسي [١٢]. وبرغم أن ثغور الخصر تكون كبيرة بدرجة تكفي لدخول الحلم، لم يثبت دخول هذه الحيوانات الدقيقة من هذا المكان. وقد وجد أن النحل البالغ حديث العمر هو الحساس للإصابة، ويكون النحل أكثر حساسية عندما يكون حديث الخروج من عيون الحضنة السداسية. وبعد ذلك تنخفض الحساسية إلى أن يصبح عمر النحلة البالغة حوالي ٩ أيام بعدها يصعب إصابتها. بعد الدخول في النحل، يصيب الحلم القصبات الهوائية الكبيرة المبتعدة عن الثغر التنفسي، ولو أنه تشريحيا وجد هذا الحلم أيضا في الأكياس الهوائية بالرأس والبطن. يتغذى الحلم بثقب جدر القصبات الهوائية للعائل بواسطة أجزاء فمه ويمتص الهيمولمف. يترك الحلم النحل البالغ كبير السن من خلال الثغر التنفسي الأول مرة أخرى ويتسلق الشعيرات الموجودة على الصدر ثم يمسك بإحدى الشعيرات الموجودة على النحلة المراد إصابتها بواسطة أرجله الأمامية.

وحيث أن القصبات الهوائية التي تؤدي إلى الثغور التنفسية للصدر الأمامي مهمة جدا لمد الصدر بالهواء فإنه من المفترض أن وجود أعداد كبيرة من الحلم في هذه القصبات يضعف قابلية النحل للطيران. ولكن النحل المصاب إصابة شديدة بهذا الحلم يمكنه السروح بطريقة طبيعية ونفس النسبة من النحل المصاب توجد في النحل السارح والنحل الموجود داخل الخلية [١٢].



الشكل رقم (٧,١). أجنحة شغالة نحل العسل. الزوج الأيسر من أعلى.

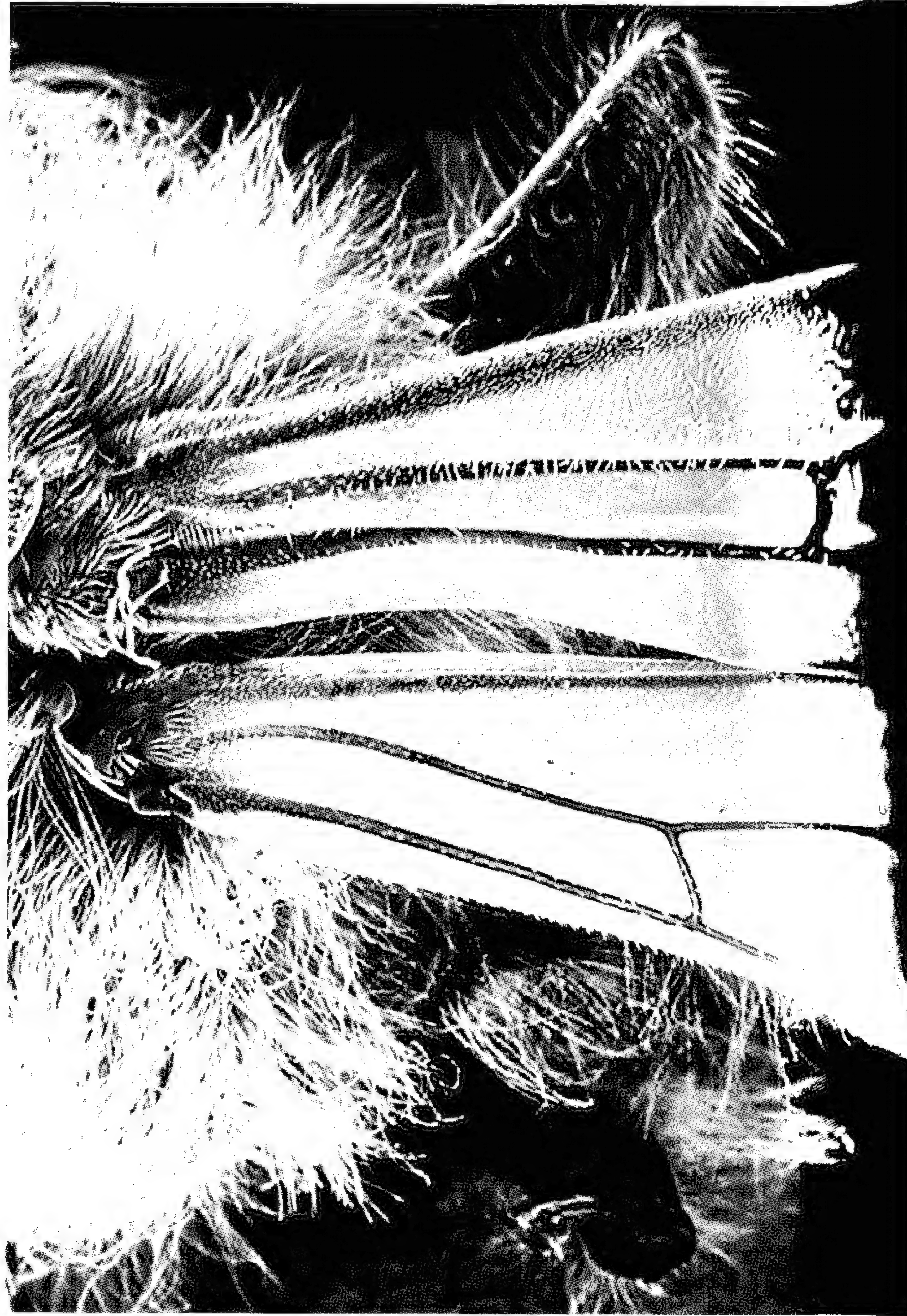
الفصل السابع:

الطيران : (الأجنحة، والديناميكا الهوائية، والتحكم الحسي، والأيض)

Flight : (Wings, Aerodynamics, Sensory control & Metabolism)

إن القدرة على الطيران تجعل نحل العسل قادر على الحياة على غذاء خاص مكون من الرحيق وحبوب اللقاح والعصارة النباتية والماء، والتي يقوم بجمعها من مصادر متعددة مختلفة ومنتشرة في أزمنة وأماكن متباينة. إن الطيران أيضا يجعل النحل قادر على السروح بهمة على مساحة شاسعة ولمسافات بعيدة من مكان تواجد الخلية.

وتبين التسجيلات الحفرية Fossil records، أن الحشرات تتغلب على الهواء منذ حوالي ٣٥٠ مليون سنة، وحوالي ٢٠٠ مليون سنة قبل بداية عصر



الديناصورات والطيور. ومن الواضح أهمية الطيران في نجاح تطور الحشرات التي يربو تعداد أنواعها المجنحة على المليون والنصف مليون نوع.

أولاً :كيف نشأت الأجنحة ؟

How did wings evolve ?

بدأت المعرفة المبكرة للطيران في الحشرات في الظهور من خلا ل التسجيلات الحفرية للعصر الكربوني في مستنقعات الغابات الرسوبية. وتبدو صور لهذه الحشرات مثل تلك الموجودة حاليا والمتمثلة في اليعسوب Dragonfly كما يظهر البعض الآخر مثل الصراصير والبعض يشبه إلي حد كبير ذباب مايو، و لا توضح الحفريات كيف نشأت الأجنحة لأنها وجدت فعلا في حالة تكوينية ووظيفية كاملة.

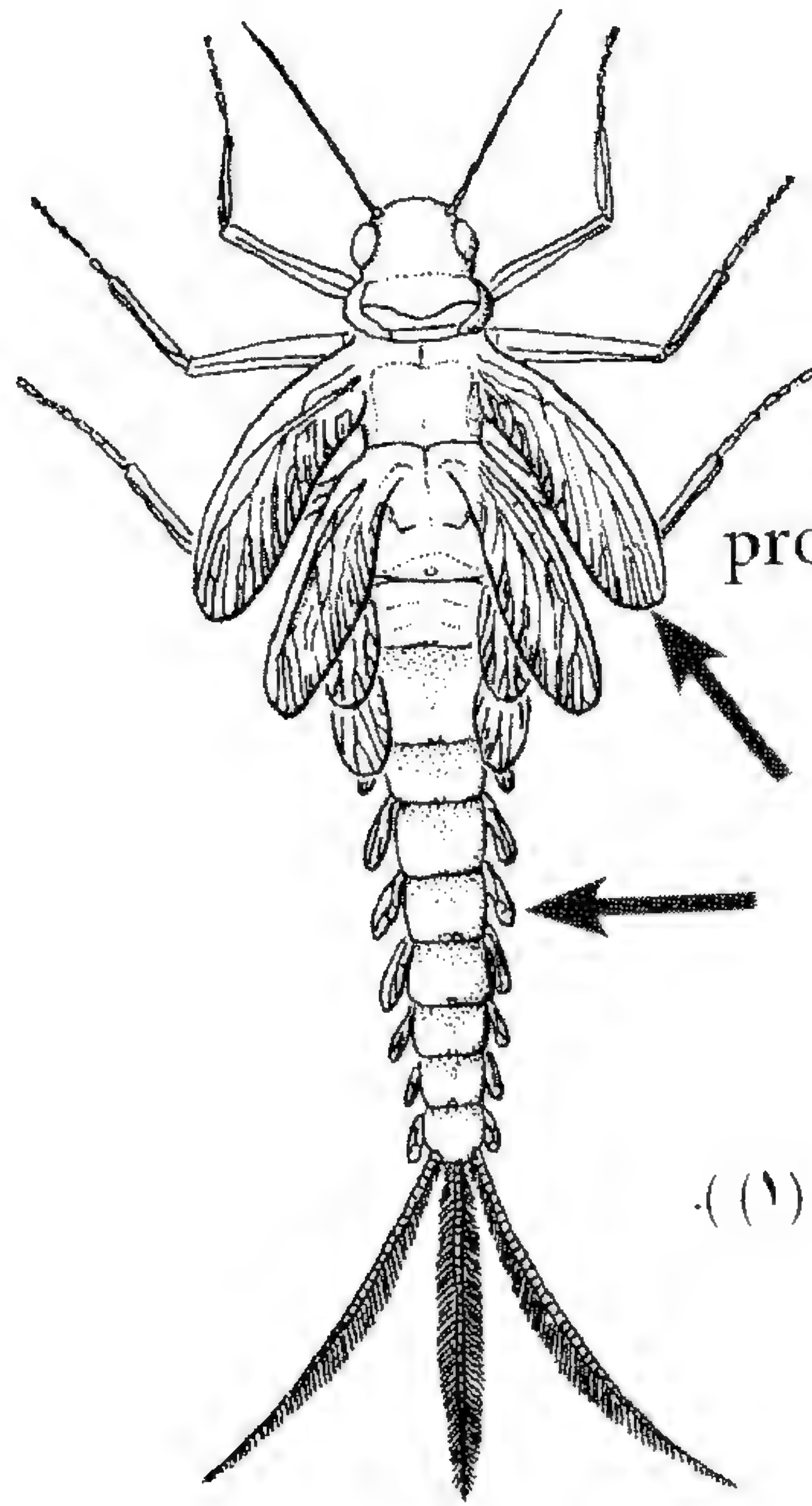
هذا وقد ثبت أن أسلاف هذه الحشرات ذات أجنحة جيدة وعلى درجة عالية من التطور قبل ٢٠ مليون سنة من تلك التي فحصت كحفريات بدائية. مما تقدم، فإننا يمكن أن نتخيل فقط الطريقة التي نشأت بها عملية الطيران في الحشرات على أساس الشواهد والأدلة والمظاهر التي تحصلنا عليها من الحفريات، ومن دراسات الحشرات الحديثة، ومن الاعتبارات الخاصة بالآليات الحيوية النظرية، لازال هناك نقاش بين المشتغلين بعلم الحشرات حول أساس هذا الموضوع.

ويثار الجدل حول سؤالين على جانب كبير من الأهمية. الأول توجد مشكلة تشريحية. فمن أي جزء تخرج الأجنحة في أسلاف الحشرات؟. هل تنشأ الأجنحة في الحشرات الحفرية كجزء من الأرجل؟، أم كان لها منشأ خاص من الجسم؟. السؤال الثاني هو فيما كانت تستخدم الأجنحة في السالف من الحشرات؟. فمن غير المعقول أن يظهر فجأة في الحشرة القديمة مجموعة من الأجنحة تؤدي وظيفتها. إنها غالبا كانت قد تطورت لتؤدي وظائف أخرى كأجنحة بدائية، ثم نشأت بها بعد ذلك تراكيب لتصبح مناسبة كأدوات طيران. وقد تكون هذه الوظيفة قد ارتبطت بالحركة

لمسافة قليلة عن طريق الانزلاق في الهواء أو الطفو على الماء. ومن المحتمل أنه كانت لها بعض الوظائف الأخرى والمختلفة تماما مثل الحماية Protection، أو الدفاع Defence أو التنفس respiration أو تنظيم درجات الحرارة Temperature regulation. ويرتبط كل من الشكل والوظيفة معا بروابط لا تنفصم خلال مراحل التطور، فحيثما كانت تستخدم الأجنحة البدائية فإنها كانت حينئذ ذات تراكيب تؤهلها لهذه الوظائف. فهل كان يمكنها الحركة أو الرفرفة الحادة؟. وأين كانت على الجسم؟.

لقد كان من المعتقد لمدة طويلة أن الأجنحة البدائية تطورت من نتوءات حادة من الجسم. وقد جاء هذا الاعتقاد من سلسلة حفريات حوريات الحشرات من العصر الكربوني القديم (منذ حوالي ٢٥٠ مليون سنة)، حيث ظهرت عدة أزواج من الأجنحة أو تراكيب تشبه الفصوص تبرز مباشرة من الصدر والبطن (الشكل رقم ٢, ٧).

وعموماً فإنه منذ السبعينات من القرن الماضي، دعمت الفكرة التي سبق اقتراحها في القرن التاسع عشر بقوة بواسطة عالمة الحشرات كوكالوفا- بيك [١] Kukalova-Peck التي اقترحت أن حفريات الحشرات التي تشبه ذباب مايو قد تكون مضللة وخادعة، وفي الحقيقة فإن الأجنحة البدائية تعتبر امتدادات من الأرجل. تحمل الحوريات المائية لذباب مايو الحديث خياشيم قصبية Tracheal gills، وهي امتدادات للحرقفة تشبه الشراع (الجزء من الرجل الملاصق لجسم الحشرة). وتؤدي بعض الخياشيم القصبية وظيفة التهوية، حيث تدفع الماء إلى ما وراء الخياشيم. أما البعض الآخر فإنها تبدو كصفائح حماية تغطي الخياشيم. إن فكرة تطور الأجنحة البدائية في السلف من الحشرات من مثل هذه الامتدادات الخاصة بالأرجل وليس مباشرة من الصدر قد لاقت تأييد الكثيرين من المهتمين بهذا الموضوع لوجود عدة نقاط.



الشكل رقم (٢, ٧). حورية حشرة ذبابة مايو التابعة لعائلة protereismatidae لاحظ الزوائد الجانبية الموجودة على الحلقات الصدرية والبطنية المشار إليها بالأسهم. (عن كوكالوفا – بيك Kukalova – peck (١)).

أولا: في الحشرات الحديثة تنشأ الأرجل والأجنحة من نفس المكان في الجنين، بينما للنسيج الذي سيشكل الصدر منشأ آخر مختلف تماما عن منشأ الأرجل والأجنحة. ويعتقد كثير من الباحثين أننا يمكن أن نعرف الكثير عن تطور الحشرات السالفة من التراكيب الحديثة أثناء مراحل التطور الجنيني.

ثانياً: توجد مستقبلات حسية على معظم أجنحة الحشرات الحديثة وعلى سطوح الأرجل أيضا ولكن هذه المستقبلات لا توجد على الصدور [٢].

أما ثالثاً: فإنه إذا كانت الأجنحة البدائية تعتبر إمتدادات للأرجل وليس الصدر فإنها يمكن أن تتمفصل مع الجسم، ويمكن تخيل قدرتها على الحركة والتحكم فيها إراديا في مراحلها المبكرة. وهذا من الأهمية بمكان لأن ذلك يبرهن على أنه من المحتمل أن تكون الأجنحة البدائية ذات تراكيب تحكمية نشطة تخدم نشاط معين ومفيد قبل أن تتطور فيما بعد على مر السنين لتصبح الأجنحة المعروفة حديثاً.

وتوجد العديد من المقترحات التي تراكمت على مر السنين عن الوظائف المضبوطة التي تضطلع بها الأجنحة البدائية. فقد تعمل كمراوح تهوية، أو واقيات للخياشيم كما هو الحال في الفصوص المحمولة بواسطة حوريات ذباب مايو، ولكننا لا نعرف على وجه الدقة ما إذا كانت الحشرات البدائية ذات الأجنحة مائية أم لا؟ تظهر المرحلة المائية في دورة حياة ذباب مايو الحديث على أنها تطور ثانوي، حيث تبدو أنها تنشأ من الحشرات الأرضية التي تعود إلى الماء. في هذا الصدد، فإنه من المتصور أن الخيشوم الذي يؤدي وظيفته في ذباب مايو ينمو ويتطور بعد أن تفقد الأجنحة البدائية وظيفتها الأصلية. وقد جادل الباحث الحشري الروسي برودسكي Brodsky ذلك التصور، حيث ذكر أن فقد الوظيفة الأساسية يحدث عندما تصبح

التراكيب قابلة للاستخدام كأجنحة، وبالتالي تفقد اهميتها كوظيفة أساسية. وربما يكون هناك بعض الامور الخاصة جدا لأنواع معينة من الحشرات مثل ارسال إشارات إلى الجنس الآخر من نفس النوع.

يوجد رأي آخر حظى باهتمام الكثيرين يقول أن للأجنحة البدائية وظيفة تنظيمية لدرجات الحرارة Thermoregulatory function ، مثل أذن الفيل التي يمكنها أيضا ان تستخدم في تشتيت وتبديد السخونة المتكونة في الجسم. وفي عام ١٩٨٥م، استخدم باحثان أميركيان، هما كنجسولفر وكويل Kingsolver and Koehl نماذج راتنجية من حشرات بدائية لدراسة هذا الغرض، حيث قاما باضافة أجنحة بدائية ذات أطوال مختلفة إلى النموذج الحشري ذي الأحجام المختلفة، وقاما باختبار تأثير ذلك على الامتصاص الحراري Thermal uptake وقوى الديناميكا الهوائية. وقد وجدا أن التراكيب التي تشبه الأجنحة الصغيرة تكون فعالة لآليات تبادل حراري، ولكن كلما زاد حجم أشباه الأجنحة، تقل هذه الميزة الحرارية إلى أن يصل حجم أشباه الأجنحة إلى حجم معين عنده تفقد هذه الميزة تماما. ومن المؤكد أن هذا الحجم هو الحجم المضبوط الذي عنده تبدأ هذه التراكيب في ظهور مواصفات الديناميكا الهوائية عليها ويعتبر هذا هو الاحتمال النموذجي للتصور النظري الخاص بتطور الأجنحة من التراكيب المنظمة لدرجات الحرارة.

تفترض كل الآراء السابقة أن الأجنحة البدائية قد لا يكون لها أي ميزة في محاولات الطيران في العصور الغابرة. وكما سنرى في القسم التالي، توضح النظرية الديناميكية الهوائية للحشرات الحديثة انه إذا أمكن للأجنحة أن تخفق، فإنها تنتج قوى ديناميكية هوائية هائلة أكبر بكثير من المتوقع بالنسبة لحجم هذه الأجنحة، ولذلك فإنه من المحتمل أن يزداد هذا الموضوع تعقيدا ونصل إلى أن الأجنحة البدائية ذات جهد متاح دائما لإحداث بعض الأداء الحركي في الماء أو في الهواء.

وحتى إذا كانت الأجنحة البدائية عبارة عن تراكيب لها أهميتها الديناميكية الهوائية، فإنها غير قادرة على مهارة الطيران المعقدة التي تشاهد في الحشرات الحديثة. وإذا أمكن لهذه الحشرات البدائية أن تطير في الهواء ببعض الوسائل الأخرى، فإنه يوجد عدة طرق تؤدي إلى اقتراح أنه حتى الأجنحة غير المتطورة نسبيا يمكنها ان تزود ببعض المميزات الديناميكية الهوائية البسيطة للحشرات التي تحمل مثل هذه الأجنحة

ويمكن للحشرة الطيارة أن تنزلق وأن تتسلق لتصل إلى قمم النباتات لتتغذى، ثم تقفز لأسفل أو عبر النباتات المجاورة. وعندئذ يوجد تركيب يشبه الصفيحة أو الفص يعمل على تقليل معدل الهبوط بتدعيم قوى رفع إضافية تحمل جسم الحشرة إلى مسافات طويلة قريبا من الأرض. ومن الحفريات الأوائل التي تنتمي لعالم الحشرات ذات الأجنحة، توجد حفرية مجنحة تماثل في الشبه أبو دقيق Butterfly التي تدعم نظرية عملية الانزلاق. ويوجد احتمال آخر وهو أن الحشرات تقفز في الهواء لأنها ربما تحاول الهرب من المفترسات، ولكن يبدو أن هذا الفرض غير مقبولة لأن الحشرات ذات الأجنحة والمعروفة منذ القدم ليس لها أرجل متحورة للقفز [٥]. والرأي الثالث يبين أن الحشرات المجنحة تنشأ من حشرات صغيرة جدا، حيث تنتفخ في الهواء وتنطلق كما لو كانت عائمة بفعل الرياح.

إذا كانت أسلاف الحشرات المجنحة قد عاشت في الماء، فإنه كان لإمكانها استخدام أجنحتها وأرجلها البدائية كزعانف السمك. وحديثا تم اكتشاف أحد أنواع الذباب Stonefly في مدغشقر ليس له القدرة على الطيران ولكن له تراكيب تشبه الأجنحة القصيرة، ولا تستخدم هذه التراكيب في الطيران ولكن في الانزلاق على السطوح المائية [٦]. ويعتقد أن هذه الحشرات تجعل أرجلها ملامسة للسطح، وتعمل كمجاديف بدفعها للأمام على الماء، بالإضافة إلى تثبيت وزنها في الهواء وبذلك يمكنها أن تتحرك أسرع.

بالرغم من أن كثير من الحشرات الحفرية كان لها تراكيب متطورة تشبه الأجنحة ثم فقدتها، فإنها بذلك تكون قد قدمت الدليل على أن أسلاف الحشرات الحديثة ذات القدرة على الطيران كان بإمكانها استخدام أجنحتها البدائية. وتمثل العقبة الرئيسية في تفهم التطور في طيران الحشرات انه في غياب الحشرات الكاملة من التسجيل الحفري في العصور الغابرة، يمكننا فقط تخمين كيف كانت هيئة الحشرات الطيارة الأوائل للأسلاف في الزمن الحجري. فإذا كانت حشرات أرضية تماما، بدون أي طور مائي خلال دورة حياتها، فإن بعض الافتراضات التي سبق اقتراحها تعتبر غير واردة، ولا مجال للأخذ بها. أيضا ليس لدينا أي معلومات عن مدى كبر حجم هذه الحشرات. وعلى غير العادة، فإن نموذج انحراف الجسم عن خط سيره نتيجة التيارات بدون إبداء أي نشاط من الجسم نفسه، قد يقود إلى حجم جسم الحشرة مثل اليعسوب العملاق Giant dragonfly الذي ظهر في تسجيلات الحفريات المتأخرة. ومن الممكن أن التطور المتقارب وكذلك

الطـرق المختلفـة لنشـأة الطيران قـد تقـود كلها، أو بعضها، إلى حلول ناجحـة، وبالتبعية قد يختفي كثير من الغموض الذي يكتنف هذا الموضوع.

ثانياً: الديناميكية الهوائية وكيف يكون الطيران ممكناً

Aerodynamics, and how flight is possible

لقد سمعت بـدون شك من يدعـي أن النحلة الطنانة Bumble bee غـير قادرة على الطيران نظراً لوزنها وحجم أجنحتها وعضلاتها. وإلى ١٥ سنة مضت، وجد العلمـاء صعوبة في تفسير كيفية طـيران الحشرة طبقاً لقوانين حالة الثبات العادي للديناميكا الهوائية، حيث أن الأجنحـة ببساطـة ليسـت كبيرة بدرجـة كافية مما يصعـب نقل أجسادها جواً. ولكن الحقيقة تبين أن هذه الحشـرات يمكـن أن تبقـى أوزان أجسامهـا في الهواء، كمـا تظهر بعض أنـواع الزنـابير قدرتها على رفـع ٩ أمثـال وزن جسمها من الفراشـ لأعلى[٧]. وحتـى الآن، لا زالـت التداخـلات بين أسـس قـاعدة الديناميـكا الهوائيـة ومعقـد آليـات تولـد الطاقـة الديناميكية غير موصوفة ولم تحل.

وقبـل أن نتطـرق إلى التطـورات الحديثـة في الديناميـكا الهوائية لطيران الحشـرات، يجب مراعـاة بعضـ الأسس العامـة للديناميكا الهوائيـة المعروفة والمستخدمـة بواسطة المهندسين منـذ أكثر من قرن، والتـي قادت نتيجة هـذا التطور إلى اخـتراع الطائرة النفاثـة الجامبـو والطائـرة الحربيـة ذات الموجات الصوتيـة عاليـة الـتردد Supersonic military aircraft.

أهم القـوى في الديناميكا الهوائية هي قوة السحب وقوة الرفع. فعندما تتحرك حشرات خلال الهواء فإن مكـون القوة الـذي يعمل عليهـا بالتـوازي مع اتجاه حركتها، وعند الراحة يطلق عليها جميعها قوة السحب. ويمكن تعريف قـوة الرفع بأنها القـوة العمودية على قـوة السحـب التـي تتولـد بواسطة الحشـرة. وخلال الطيران الأفقي المنتظم، يجـب أن تتساوى قوة الرفع تماماً مـع وزن الحشرة الطائـرة، ولكن عند الشروع في الطيران فإن قوة الرفع تفوق ذلك. وتوجد مجموعة أخـرى مـن القـوى يطلـق عليهـا القـوى التسارعية Acceleration forces لا تبـدو علـى جانـب مـن الأهمية في الديناميكية الهوائية في الحشرات[٨].

كيف تتولد قوة الرفع؟

How is lift generated?

تحـت ظـروف الحالـة الثابتـة، يوجـد عـاملان أساسيـان. الأول: هـو حركة الغـازات من المناطق ذات الضغـط العـالي إلى المناطـق ذات الضغـط المنخفـض؛ فمثلا الريح هي حركة الهواء من مكان ذو ضغـط عالي إلى مـكان ذو ضغط منخفـض على سطح الكرة الأرضية. أما العامل الثاني فهو قاعدة بيرنولي Bernoulli،s principle التي تبين أن ضغط الهواء مرتبـط بالسرعة التي يتحرك بها هـذا الهواء. فتكون حركـة الهواء سريعة عندما ينخفضـ الضغط والعكس صحيـح حيث تنخفض سرعة الهـواء عندما يبدأ ضغطه في الإرتفـاع. وعلـى ذلك فإنـه إذا أمكـن للهواء أن يتحرك بسرعـة أكبر على السطح العلـوي للجناح الذي يقع تحتـه، هنا تتولد قـوة نهائية لأعلـى على الجناح كلما حاول الهـواء أن يتحرك من مكان الضغط العالي أسفل الجناح إلى مكان الضغط المنخفض أعلاه.

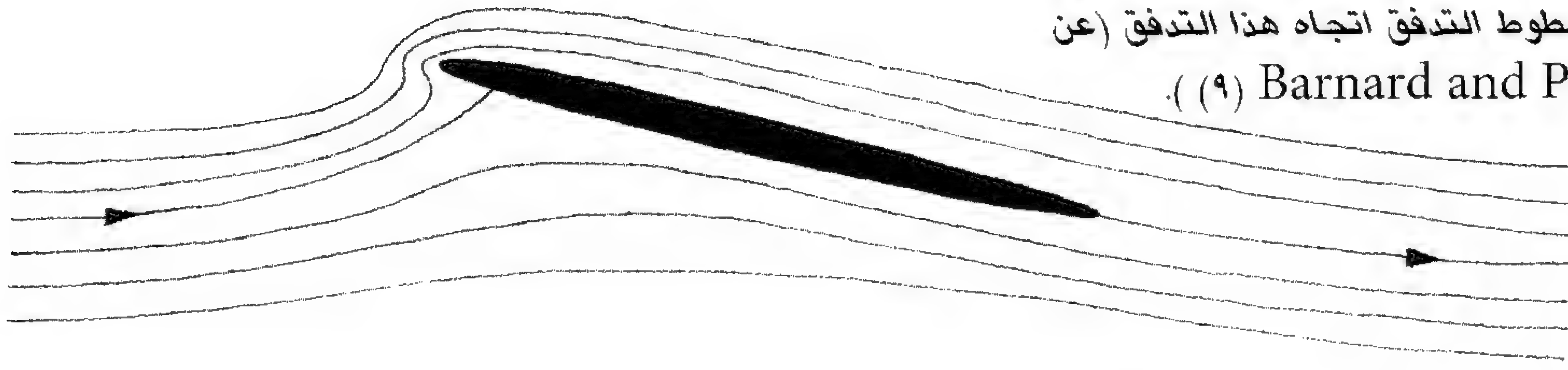
تعـرف الأجنحة في المصطلحات الهندسية على أنها الجـزء الخاص بالطيران والتـي صممت بحيث يتحرك الهواء أعلى سطحها العلـوي إلى مسافات أطول بكثير عـن الهـواء الذي يتحـرك تحتهـا وبذلك تندفـع بقوة أسرع.

ويبين (الشكل رقـم ٧،٣) تدفق الهواء حول جناح إحدى الطائـرات النموذجية أثناء الطيران. فأي جسم ينحني إلى الناحية الأفقية أو يحدّب قليلا كما في الشكل التخطيطـي يسلك سلوك الجزء الخاص بالطيران ويولد قوة رفع عندما يوجد تدفق هواء حوله.

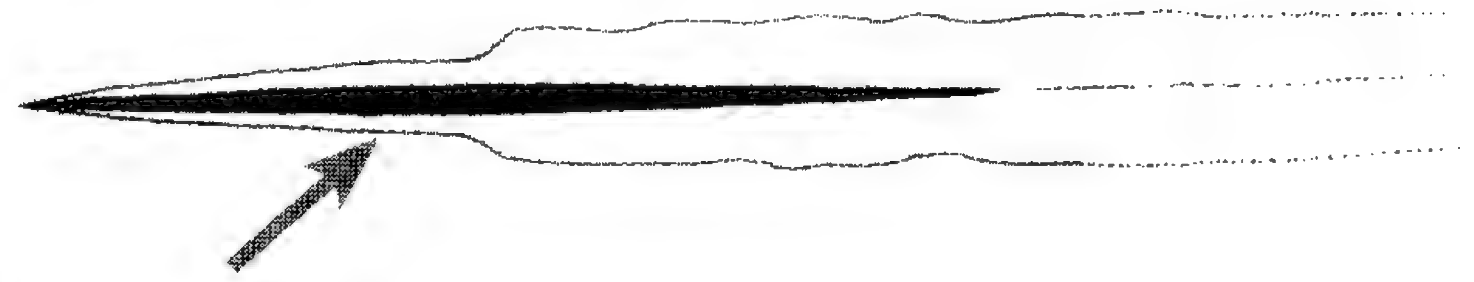
يدفع الهـواء الذي يدنو من المقدمة بقوة لكي يقسم إلى تيارين يمران أعلى وأسفل الجناح ليعاد إتحادهما معاً عند الحافة الخلفية من الجناح Traiting edge. وقـد وجـد أن السطح المنحنى هو الـذي يسبب حدوث القسمـة أسفل الحافة الأمامية مـن الجناح Leading edge مباشـرة، والهواء الذي يأخـذ مسار الطريق العالي يجعـل الجزء المنحنـي مستديـراً. عند الحافة الخلفيـة للجنـاح، يلتحم كل مـن تدفقي الهـواء خلف الجنـاح مباشـرة، ويرجـع ذلـك إلى لزوجـة الهواء Viscosity of the air ويغطـى الهـواء المتحـرك على القمة مسافة أكبر، و بالتالي يتحرك أسرع ويولد ضغـط اقل على الجنـاح بالمقارنـة بذلك الـذي ينتج بواسطـة الهواء الذي يتحرك أسفل الجناح، وينتج عن ذلك قوة متجهة لأعلى، وهي قوة الرفع التي تعمل على السطح السفلي من الجناح.

يتناسب مقدار قوة الرفع المتولدة مباشرة مع ثلاثة

الشكل رقم (٧,٣). شكل تخطيطي يبين التدفق الهوائي. يبين السهم الموجود على خطوط التدفق اتجاه هذا التدفق (عن بارنارد وفيلبوت Barnard and Philpott (٩)).







الشكل رقم (٧,٤). شكل تخطيطي يبين الوضع النظري أو التصوري لنقطة الانتقال (السهم البرتقالي) حيث تمتنع عملية التدفق الهوائي لصفيحة رقيقة مفلطحة عند زاوية صفر. السهم الأسود يبين اتجاه التدفق الهوائي (عن بارنارد وفيلبوت Barnard and Philpott (٩)).

عوامل هامة وهم: سرعة الهواء الذي يتحرك على الجناح، ومساحة الجناح، والزاوية بين الجناح واتجاه تدفق الهواء، الذي يطلق عليه زاوية النوبة. ومن الناحية النظرية، كلما تسارعت حركة الجناح دل ذلك على كبر مساحته، وبالتالي زاد تخليق قوة الرفع. ويلاحظ أن زيادة زاوية النوبة إلى حدود معينة تزيد أيضا قوة الرفع. فتزداد كل من مساحة الجناح وزاوية النوبة لأجنحة الطائرة بواسطة انتشار التذبذب على الحافة الخلفية للأجنحة عند الشروع في الهبوط من الجو أو في الطيران وذلك لإنتاج قوة رفع كافية عند سرعة قليلة نسبيا لترفع الطائرة عن سطح الأرض. وعندما تنطلق الطائرة بسرعة عالية، فإن زاوية النوبة يمكن أن تنخفض، وبالتالي يتراجع معدل التذبذب. كل هذه التأثيرات يمكن أن تتعقد بقوة أخرى على جانب كبير من الأهمية في الديناميكا الهوائية هي قوة السحب Drag، حيث يمكن تعريفها بأنها قوة الحركة المقاومة ويعتمد مقدارها على شكل وخشونة سطح الجسم المتحرك، وكما هو الحال في قوة الرفع، وتعتمد قوة السحب على سرعة الجسم وزاوية النوبة لجناحه، وتنتج الاحتكاك بين الهواء وسطح الجسم الطائر ولذلك فإن حجم وشكل الجناح لهما أهمية كبيرة إذا وصل مقدار قوة الرفع بالنسبة لمقدار قوة السحب (النسبة بين قوة الرفع والسحب) إلى أقصاه.

يحدث معظم تأثير قوة السحب في طبقة رقيقة من الهواء على سطح الجناح تعرف باسم الطبقة الحدية Boundary layer. فعند سطح الجناح المتحرك، يكون الهواء ساكنا ولكن عند المسافات الزائدة من سطحه (معتمداً على كثافة ولزوجة الهواء وخشونة الجناح) تزداد سرعته. ونتيجة الاحتكاك المتسبب عن حمل الهواء ذو الحركة البطيئة في الطبقة الحدية، تظهر قوة السحب نتيجة الاحتكاك على الجناح. ويزداد سمك الطبقة الحدية بزيادة المسافة من الحافة الأمامية للجناح، وعند نقطة معينة تصبح سميكة جدا لدرجة أن تدفق الهواء على سطح الجناح لا يصبح هادئا، بل يصبح على هيئة دوامات. وتسمى هذه النقطة التي عندها تتغير الطبقة الحدية إلى تدفق دوامي بنقطة الانتقال Transition point (الشكل رقم ٧,٤).

حيثما تحدث نقطة الانتقال تماما، تعتمد أيضا على كثافة ولزوجة الهواء وسرعة الجسم وعرض الجناح. ويعتبر الانتقال مهما لأن نوع التدفق في الطبقة الحدية يؤدي إلى اختلاف كبير في تأثير قوة السحب الكلية. وينتج التدفق الهادئ قوة سحب أقل منها في حالة التدفق الدوامي. وكما هو موضح منذ فترة طويلة، فإن زاوية النوبة يمكن أن تزداد بزيادة قوة الرفع. وحتى في حالة التدفق الهادئ تأتي النقطة التي أعلى منها تحدث زيادة في زاوية النوبة، وينتج عن ذلك تدفق هوائي ينفصل عن محيط الجناح تاركا مساحة كبيرة من الدوامات. ويطلق على هذه الحالة اسم الانهيار الديناميكي Dynamic stall. ولا يتعدى تأثيرها زيادة قوة السحب فحسب، ولكن يعطل التدفق الديناميكي الهوائي الذي يمتص الهواء على السطح العلوي للجناح بمعدل أسرع منه إذا سار هذا الهواء أسفل الجناح. وهذا يعطل إنتاج قوة الرفع. ويمكن أن يسبب ذلك في حدوث كارثة للطائرة.

عند هذه النقطة يمكن اعتبار وجود تأثير الصفيحة على الديناميكية الهوائية للأجنحة. ويكون للجناح

الصغير نقطة انتقال التي تتجه للخلف من الحافة الأمامية للجناح وبدرجة أكبر منها في حالة الجناح الكبير، وبالتالي تجعلها أكثر حساسية لانفصال التدفق، وبالتبعية الانهيار الديناميكي. وتجدر الإشارة إلى أن اي شكل يسمح بحدوث دوامات في الطبقة الحدية سيحمل نقطة الانتقال للأمام، وبناء على ذلك تنخفض مخاطر الانهيار. وقد يكون للصفائح أو للشعيرات الموجودة على أجنحة الحشرات أهمية في هذا الصدد.

ثالثاً: لماذا يكون طيران الحيوانات أكثر تعقيدا؟

Why flight by animal is more complicated ?

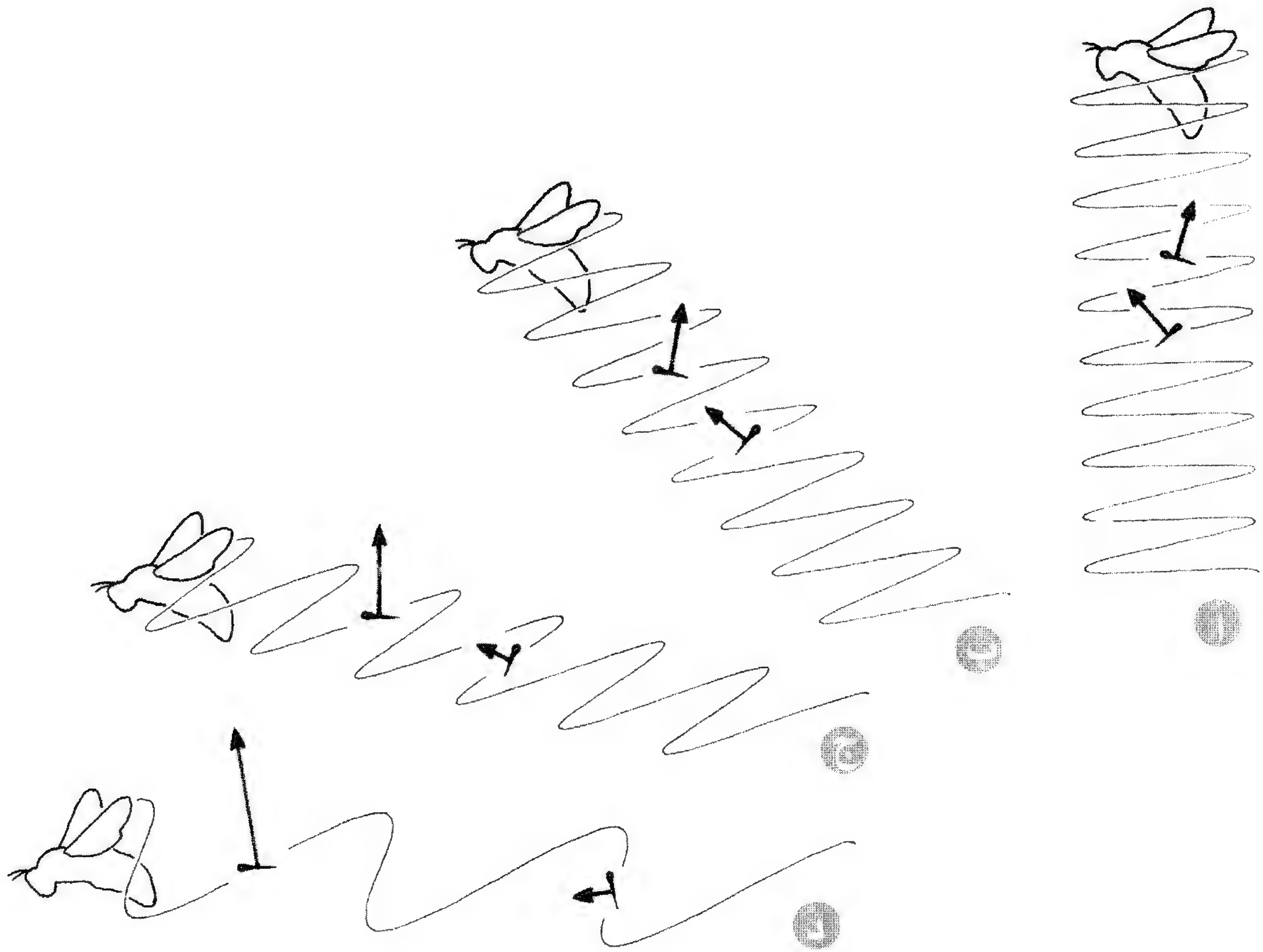
إلى الآن يمكن اعتبار ما هو معروف كحالة ثبات للديناميكية الهوائية. إن للجناح زاوية نوبة ثابتة ومساحة ثابتة، أما المتغير الوحيد فهو سرعة الهواء فوق الجناح الذي ينتج من الدفع خلال الهواء. ولو أن الحشرات والخفافيش والطيور تذبذب أجنحتها وترفرف بها، وتتغير زاوية النوبة دوما كما تفعل سرعة الهواء على سطح الجناح واتجاهه بالنسبة للجناح، حتى أن حجم وشكل الجناح يمكن أن يتغير خلال الطيران. وهذا يجعل حساب قوى الديناميكا الهوائية أكثر تعقيدا. ومن الممكن أن تتقارب هذه القوى بصورة منفصلة لعدد من الأوضاع المختلفة في دورة التذبذب، ثم تتوسطهم على الدورة الكاملة، ولكن عادة لا يتناسب ما سبق تماما في حالة الحشرات. وتعني دراسة الطيران في الحشرات حاليا عدم ثبات قوى الديناميكا الهوائية التي تتولد بواسطة حركات تذبذب ورفرفة الأجنحة.

لماذا ترفرف الحيوانات الطيارة بأجنحتها؟

Why do flying animal have to flap their wings ?

ظهر من المشاهدة أن الطيور وأبي دقيقات كبيرة الحجم، كمثالين، يمكنهما أن يظلا في الهواء طائرين بدون أن يرفرفا بأجنحتهما، بل يظلا على هذه الحالة بواسطة الانزلاق. وكلما اعتمد تولد طاقة الرفع على الهواء المتحرك أعلى الجناح فإن الطيران بالانزلاق يصبح ممكنا تحت ظروف محددة إما لأن قوة الرفع تعمل على حركة الهبوط للأمام أو لأن تدفق الهواء نفسه يوجه لأعلى كما في حالة التوجيه بالحرارة أو في حالة وجود التيارات الصاعدة القريبة من الشواطئ... إلخ. في العادة، وللمحافظة على الحركة الأمامية وكذلك المحافظة على الارتفاع، يلزم وجود قوة دفع propulsive force or thrust، وهذه القوة عند تولدها يجب أن تفوق قوة السحب التي تتخلق بالحركة. ويختلف الطيران عن جميع أشكال الحركة الأرضية مثل المشي والجري حيث تطبق القوة التأثيرية ذات الاتجاه العكسي المباشر على الأشكال الأرضية، وينتج عن ذلك قوة رد فعل مساوية وفي الاتجاه المعاكس والتي تتولد من احتكاك احد أطراف الحيوان بسطح الأرض، وبذلك تحدث إزاحة أمامية للحيوان. ولا يوجد اتصال فيزيائي بين الحيوان والأرض عندما يكون طائراً في الهواء. ففي حالة الطائرات، تتخلق قوة الدفع باستعمال الطاقة من المحركات لامتصاص الهواء داخل المحرك ثم دفعه بقوة للخارج من الخلف. أما في الحيوانات الطيارة، فإن الأجنحة تخلق قوة الدفع الديناميكية الهوائية وقوة الرفع برفرفة الأجنحة. وتتضمن الرفرفة كل من حركة الجناح لأعلى وأسفل Translation والحركة الدائرية Rotation حول المحور الطولي للجناح عند قمة وقاع حركته.

يبين (الشكل رقم ٧,٥) القوى الديناميكية الهوائية التي تتولد خلال دورة الرفرفة لأجنحة النحل الطنان Bumble bees. ففي كل من الحركة لأعلى والحركة لأسفل، لا تتعامد قوة الرفع كليتاً مع الاتجاه الأمامي للطيران (من اليمين إلى اليسار عبر السطح). ويحدث ذلك لأن قوة الرفع تعمل عمودية على اتجاه تدفق الهواء على الجناح، والتي بالتالي تعتمد على الطريقة التي بها يتحرك الجناح نفسه عبر الهواء. وعند الحركة لأسفل، يتحرك الجناح للأمام ولأسفل. أما عند الحركة لأعلي يتحرك الجناح لأعلى وللخلف. ويلاحظ أن حافته الامامية تدور للأمام (تصبح مكبة Pronated) (الشكل رقم ٧,١٩)، وتميل لأسفل عند الحركة لأسفل، وتدور للخلف (تصبح منبطحة Supinated) (الشكل رقم ٧,١٩) وتميل لأعلى عند الحركة لأعلى. عند حركة الجناح لأسفل يكون إتجاه قوة الرفع الناتجة بزاوية لأعلى وللأمام، أما عند حركة الجناح لأعلى فإن هذه القوة تكون بزاوية علوية ولأسفل. وفي حالة الطيران المستقيم للأمام، فإن دوران الجناح للخلف عند حركته لأعلى تسبب مواجهة السطح السفلي للجناح لاتجاه تدفق الهواء،



الشكل رقم (٧,٥). شكل تخطيطي يبين طريق طرف الجناح (الخط الأسود) لنحلة طنانة (أ) خلال بداية طيرانها. (ب) طيرانها للأمام بمعدل متر واحد / ثانية، (جـ) طيرانها للأمام بمعدل ٢,٥ متر / ثانية، (د) طيرانها للأمام بمعدل ٤,٥ متر / ثانية. يظهر الجناح باللون الأزرق للنقاط الوسطية بين الارتفاع والانخفاض أثناء عملية الرفرفة. أما السهم الأحمر فيمثل مدى واتجاه قوة الرفع (عن الينجتون Ellington(١٠)).

وهـذا يعمل على خفض مكونات القـوة التأثيرية ذات الاتجـاه العكسي المباشـر. في هذا الاتجـاه، وأثناء الطـيران المستقيـم للأمــام تتكون قـوة الرفع بدرجة كبـيرة خلال حركة الجنـاح لأسفل وقـوة دفع أخرى خلال حركة الجناح لأعلى.

تعتمـد كميـة الدفع المتولـدة على مقـدار ميل قوة الرفـع الناتجة في اتجاه الطـيران. فـإذا مالت بشدة للأمام فـإن جزءً كبـيرا منها سوف يظهـر كقوة دفع بخـلاف قوة الرفـع. وتتوسـط قوتي الدفـع والرفع الناتجتـين أعلى دورة ضربات الجنـاح التي تعتبر في نحل العسل أكثر تعقيدا، حيث تبلغ حوالي ٢٠٠ ضربة في كل ثانيـة. عمومـا، لا تزيد الحشـرات من معدل ضربـات أجنحتها ولا قوة حركة الجنــاح عندما تغير من سرعة طيرانها.

يعتمد الاتجاه الدقيق للقوة الديناميكية الهوائية الكلية على جهـد الانزلاق؛ والانـزلاق هنا يكون عبر حـركات الجنـاح بالنسبـة للجسـم في دورة واحدة كاملة (الشكل رقم ٧,٥). وبزيـادة زاوية سطح الجسـم المتحرك تزداد سرعـة الطيران لأن اكبر جزء من القوة تظهـر كقوة دفع وتتولد بعض قوى الدفـع الإضافية على سطـح الجسم المتحرك وتحته.

طيران الحشرات لايزال أكثر تعقيدا
Insect flight is still more complicated

رأينـا كيف تحقق النحلـة مناوراتهـا في الطيران بتغـيرات دقيقـة في رفرفتهـا بأجنحتهـا، ولكن هذه العملية في حد ذاتها لازالت اكثر تعقيدا حيث تخلق هذه الرفرفة مشاكل لاحقة. بصرف النظر عما تحدثه عملية محاولـة حساب قوى الديناميكيـة الهوائية من مشاكل للعلماء المختصـين في هذا المجال، فـإن ذلك يستهلك

جـزء كبيرا مـن طاقـة إضافية في الجـزء المعنى في الحشرات. فعلى قمة وعند قاع كل سطح متحرك، تبرد كميـة كبيرة من الطاقة عندما ينقص الجناح من سرعته في اتجاه اسفـل الناحية اليمنـى، إلى أن يقف قبل أن ينقص سرعتـه مـرة أخـرى في الاتجـاه المعاكس. وينخفض هذا الاستخـدام في الطاقة بتخزينها بمرونة في جليد الصدر وفي عضلات الطيران نفسهـا. وفي بعض الحشرات، يوجد أيضاً وسادة مـن مادة بروتينة تشبه المطاط تسمى الوسـادة المطاطية Resilin عند قاعدة الجنـاح، والتي تساعد عند هـذه المرحلة من الطاقة. وتخـزن حوالي نصـف الطاقة اللازمـة عندما ينقص الجناح من سرعتـه أو يزيد هذه السرعة بمرونة ويسر عنـد كل ضربة، بالرغـم من أنه لازال بعيـداً إمكانية القياس المباشر للطاقـة المخزنة عند كل ضربة جناح في الطيران النموذجي[٨].

وهناك اعتبار عام آخر للديناميكية الهوائية خاص بالحشرات صغيرة الحجـم. فكما سبق توضيحه، يؤثر الحجـم على نقطـة الانتقـال Transition point في الطبقـة الحدية Boundary layer للجناح لتجعله اكثر حساسية بكثـير للانهيار الديناميكيDynamic stall عن الطائرة الكبيرة.

بالإضافة إلى ما سبـق، فإن الطبقة الحدية نفسها تكـون اكثر سمـكاً نسبيـاً في جناح الحشـرة عنها في الطائـرة، ولذلك فإن تأثيرها (من ناحية قوة السحب) يكون أقوى وأعظم.

إن تأثـير لزوجـة الهـواء لها اعتبارهـا في حجم الحشرات الطيارة ويمكن مقارنـة ذلك لعملية السباحة خلال سائل. ومع وجـود هواء ذو سرعة بطيئة، فإن ذلك يعطى الحشرة نسبـة منخفضة من قوة الرفع وقوة السحب.

وفي النحـل تحديـداً، توجد خسارة كبـيرة لأن له حموله جنـاح عالية جداً وتقدر هـذه الحمولة بالنسبة بـين وزن الجسم ومساحـة الجناح. وحيـث أن حالة الثبات للقوى الديناميكية الهوائية المتولدة تتناسب مع مساحة الجنـاح، فإنه من المتوقع أن الحشرات الأكثر ثقلا لهـا أجنحة أكبر مساحة. ولكـن كل الحشرات لها نفس الحمولة الجناحية تقريباً. وكحقيقة، فإن الحمولة الجناحيـة لشغالـة النحلـة الطنانـة النموذجيـة تقدر بحـوالي ١٥ وحدة/المتر المربـع، والتي تعتبر أعلى بكثـير من الأحمال الجناحية التـي قيست لأبي دقيقات من نفس حجم النحلة الطنانـة [١١]. هذا وقد أجريت العديد مـن قياسات الأحمـال الجناحية لنحـل العسل حديثاً [١٢].

كيف تظل الحشرات عالية في الهواء؟
How do insects stay up in the air?

ليس مـن السهولة قياسـ القوى التـي تتولد أثناء رفرفـة الجنـاح خلال عمليـة الطيران، حيـث أن هذه القـوى يتم تخليقها فقط عندما يتحرك الهواء على سطح الجنـاح. وعندما يحدث ذلـك في الطبيعة، فإن الحشرة تتحرك بصورة عادية في الهواء، وبالتالي يجعل القياس أكـثر صعوبة. ولو أن مثـل هذا التأثـير يمكن تنبيهه تجريبيـاً بالمحافظة على مادة الاختبار في وضع ثابت وسريـان الهواء فوقها. وعلى ذلك، فإن القوى التي تتولد بواسطة الحشرة أثنـاء الطيران يمكن قياسها في الحشرة المقيـدة في أنفاق بها تيار هوائي، حيث يمكن التحكـم بدقة في تدفق الهواء. فـإذا قيدت الحشرة ذو اتـزان كتلي حساس، فإنه حينئذ يمكن قياس كمية قوة الرفـع المخلقة بدقـة. وتوجد طريقة أخـرى يستعمل فيهـا نماذج على هيئة أجنحة، والنموذج الحديث الذي أضيف إلى هـذه الطريقة هو نموذج أجنحة ذبابة الخل *Drosophila melanogaster*، وعـن طريـق هذا النمـوذج أمكن تفهـم حالة عـدم الثبـات للديناميكية الهوائية [١٣].

في منتصـف الستينـات، كان يظـن الباحثـون في البدايـة أن قوة الرفع المتولـدة أضخم من المتوقع في حالة الثبات العادية للديناميكيـة الهوائية. وقد تمكن العالم الأمريكي ليون بينيت Lion Bennett من قياس قـوة الرفع المتولدة من رفرفة نمـوذج لجناح خنفساء، ومقارنتهـا بقـوة الرفـع المتولدة بـدوران الجناح لتخليق قوة رفع بنفس الطريقة التي تحدث بها في شفرة الدوار للطائرة الهيلوكبتر، والمعروف عنها أنها تتبع قوانين حالة الثبات الديناميكيـة الهوائية [١٤]. وقد وجـد إن الحركة الاهتزازية ولّـدت طاقة رفع تعادل ضعف أو ثلاث مرات أكثر من تلك المتوقعة من الجناح بشكلـه وحجمه المصممـين، وتتفق الحسابـات الأكثر حداثـة مـع هذه النتيجـة وتؤكـد أن كمية قـوة الرفع اللازمـة لتدعيم وزن معظم الحشـرات تفوق ضعف أو ثـلاث مرات النهاية العظمى التـي من الممكن أن تتولد بواسطـة الجنـاح باستعمـال قواعـد حالـة الثبـات الديناميكية الهوائية [١٠].

هنا يلزم تتبع مجهود كبـير لتفهم متى وكيف تتولد قوة الرفع الإضافية. فمن الواضح حاليا أن الحركات الاهتزازية والتغـير المستمر في توجيه الجناح عند كل ضربـة تعتـبر عمليـات معقدة، وتتضمـن اهتـزازات ودوران الجناح. وكذلك يجب عدم إغفال الحقيقة التي تفيد أن الحشـرات الطيارة تنتج طنينـاً أو أزيزاً يسمى نغمة الطيران Flight tone

ويقترح أن هذه الأصوات تنتج عن عملية الرفرفة،

وهـذه الأخيرة ينتج عنها صـوت انفجار هوائي طفيف يصاحب الهواء المندفع على نحو متقطع. وقد تم تأكيد ذلك بواسطـة قياسات سرعة الهواء الـذي يتخلف عن الطير أثناء عملية الطيران [١٥].

إن أول حالـة لميكانيكية عدم الثبات تم وصفها من مشاهـدة حشرة أثنـاء طيرانها أطلق عليهـا "الرفرفة والإندفاع" clap and fling، وكانت أول ما وصفت في أحد الزنابير الصغيرة المتطفلة من جنس Encarsia [١٦]. وهـذا الطفيـل صغير جـدا وتبلـغ المسافة بين اقصـى الجناح الأيمـن واقصى الجنـاح الأيسر (باع الجنـاح pan wings) حـوالي ١,٣ ملليمـترا، اما ضربـات اجنحته فتبلـغ حوالي ٤٠٠ مـرة في الثانية أثناء الطيران.

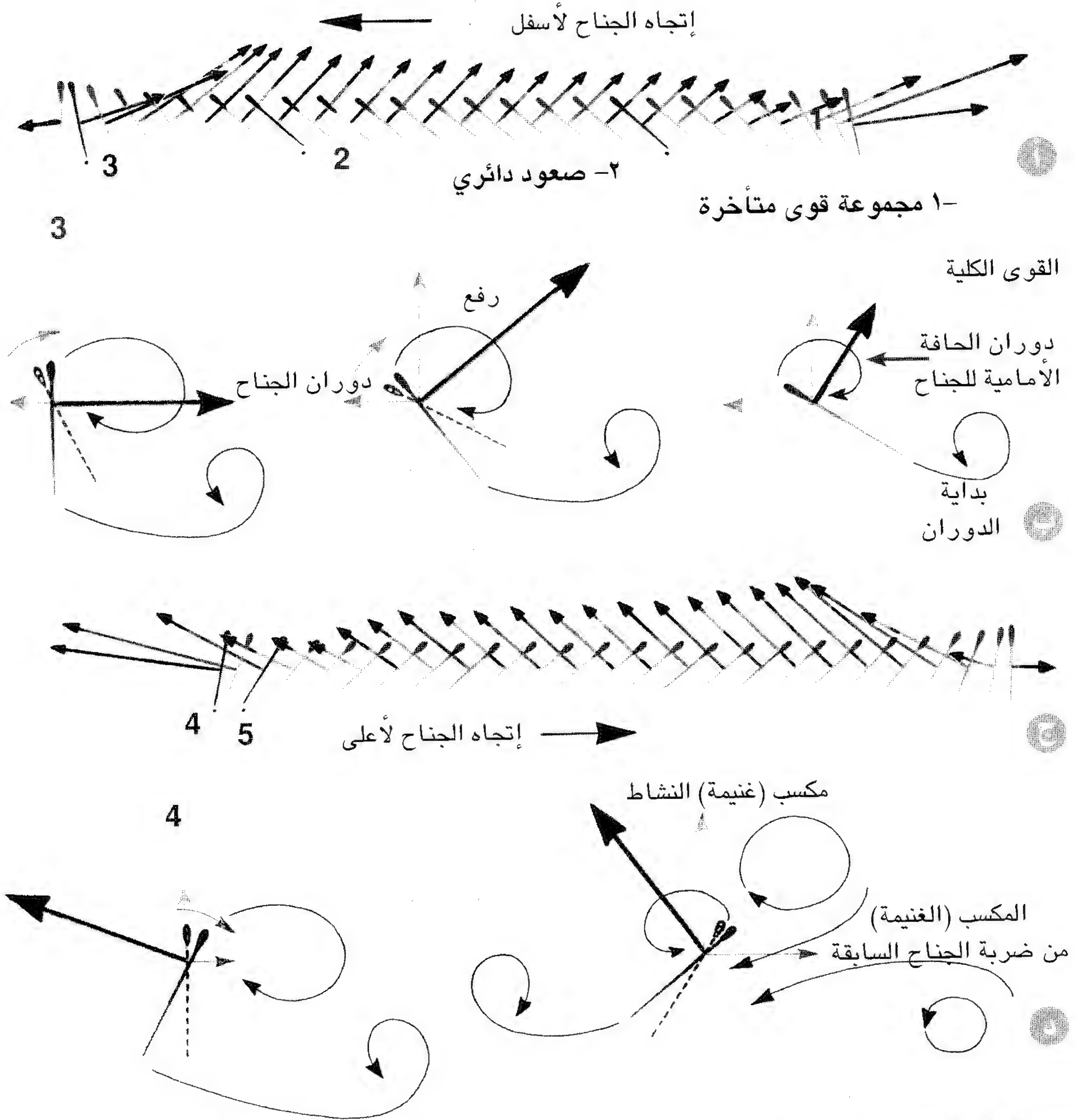
في حالة الرفرفة والاندفاع " ترفرف الأجنحة مع بعضهـا عنـد قمـة الجناح،ثـم سرعـان مـا ينفصلان، وتبدأهـذه العمليـة مـن الحافـة الأماميـة للجناح. وعنـد عملية التباعد لحظـة انفصال الحافتين الأماميتـين للجنـاح، يلاحـظ أن الحافتـين الخلفيتين لازالا متصـلان معاً. وهنا يمتصـص الهواء في المسافة بين الجناحين، وهذه تخلق مساحة ذات ضغط منخفض أعلى الجناح مما يزيد من قوة الرفع. عند تخليق ضغط منخفـض علـى سطـح الجنـاح في بدايـة كل ضربـة جناحية، تبـدأ ميكانيكية الارتـداد في عملية توليد قوة الرفـع العادية. وقـد وضحت حالياً حالـة "الرفرفة والاندفـاع " في كثـير مـن الحشرات صغـيرة الحجم الاخـرى بمـا فيهـا حشـرة التربـس Thrips. ذبابة الفاكهـة Fruit fly والذبابـة البيضـاء White fly. ويلاحـظ ان لبعض الحشـرات الأكبر حجمـا مثل ابو دقيقيـات Butter flies والجـراد Locusts تستعمل حركـة مشابهة يطلـق عليها الرفرفـة والتجرد Clap and peel، حيث يمكن إنتـاج قوة رفع أكثر من ٢٥٪ عن حركات الأجنحة العادية.

في أواخر السبعينيات قـام الينجتون Ellington بتمريـر تيارات من الدخان علـى نموذج مسطح لجناح حشرة، وامكـن مشاهـدة انـه يوجد دوامـات سريعة هوائية على هيئة أعمدة مغزلية تشبه الأعاصير الدقيقة Micro– tornadoes والتـي تتولـد حـول الجناح [١٨].

إن الدوامـات معروفـة منذ فترة طويلـة على أنها هامة في الديناميكية الهوائية لأنها ذات أساس مماثل في تخليـق قـوة الرفـع، وكلمـا زادت سرعـة حركة الهـواء كلمـا انخفض ضغطـه. وفي حالـة الدوامة، تظهـر دوائر مغزليـة سريعة من الهـواء ولذلك يكون الضغط منخفضا كمـا في مركز الإعصار. ويلاحظ أن للدوامـة التي تتكون على السطـح العلوي للجناح تأثير على زيادة قـوه الرفع التي تعمل على الجناح. وقد تم تعريف عـدة أنـواع مـن الدوامات في الهـواء حول الحشرة الطائرة والتي تتولد من فعل رفرفة الأجنحة.

قـد يكون مـن الأمثلة الأكثر تفهمـاً دوامة الحافة الأماميـة للجناح التـي تظهر على هيئـة دوران سريع مغزلي للهواء يجتـاز الحافة الامامية للجناح ويتوقف عند قمة الجناح. وقد بينت تجـارب الينجتون ان تدفق الهواء على جنـاح فراشة الصقر الحوامة Hovering hawk moth ينفصل عن الجناح عند حافته الأمامية كما هو الحال في الانهيـار الديناميكي [١٩]، ويعود للاتصال مرة أخرى من أسفل الجناح. وتحدث دوامة الحافـة الأمامية في الفرجة أو الثغرة التي فيها يحدث انفصـال التدفـق الهوائي عـن الجنـاح. ويلاحظ أن الحشرات، مثـل فراشـة الصقر ومـن المحتمل النحل أيضا، تستغل هـذا التأثير بدرجة كبيرة أثناء رفرفتها وطيرانها للأمام، لأن ذلك يسمح لها بعمل زوايا نوبة عالية، وبالتالي تولد قوى رفع أكبر بدون معاناة من تأثيرات سيئة نتيجة الإنهيار الديناميكي.

تتولـد دوامـات أخـرى بواسطة الحافـة الخلفية للأجنحة على قمة وقاعدة الجزء المتحرك من الجناح، ويسبب ذلـك سرعة دوران حافة الجنـاح خلال عملية تغيـير الاتجـاه. وبعـد كل دورة رفرفـة ترتبط قمة وقاعدة الدوامات معا ثم تتجـرد وتنسلخ من الأجنحة في أعقـاب ذلـك لتظهـر كدوامـة تشبـه الكعكـة Doughnut– shaped swirl [٢٠]. وهـذه الكعكة لها تأثير بحيث تجعل الهواء خلف الحشرة يتدفق للخلف ولأسفل، وبالتالي يترك مكان الضغط الأكثر انخفاضا حول الحشـرة ويولد مرة أخرى قوة رفع إضافية. إن الدوامـات التي تظهر على هيئة كعـكات خلف الحشرة والتـي تخلق التغيرات التي تشبه النبض Pulse – like changes في الهـواء المتدفق تكـون مسئولة بدرجة كبـيرة عـن النغمـة المسموعة علـى هيئة طنـين أثناء الطيران. منذ فترة وجيـزة استعمل الباحث ديكينسون Dickinson ومساعـدوه نمـوذج لأجنحـة ذبابـة الفاكهـة والتي ترفرف في زيت وليس في هواء. وهذا يسمح بقياس القوى واتجاهاتها التي تنتج خلال عملية الرفرفـة، ويؤدي ذلـك إلى توضيح طـرق تولد قوة الرفـع خـلال دورة رفرفـة الجنـاح [١٣]. هذا وقد وصفـت ثـلاث ميكانيكيـات (الشكل رقـم ٧,٦). الميكانيكية الأولى تسمى : الإنهيار المتأخر Delayed stall الـذي يحدث خلال مرحلـة الرفع، عندما يكون للجنـاح زاوية نوبـة عالية تسمح بتكويـن دوامة على حافتـه الامامية، وبالتـالي ينخفض الضغـط أعلى الجنـاح. وعندمـا يصل الجنـاح إلى وضـع المستوى المنخفـض فإنـه يبـدأ في الـدوران محـركا الحافة



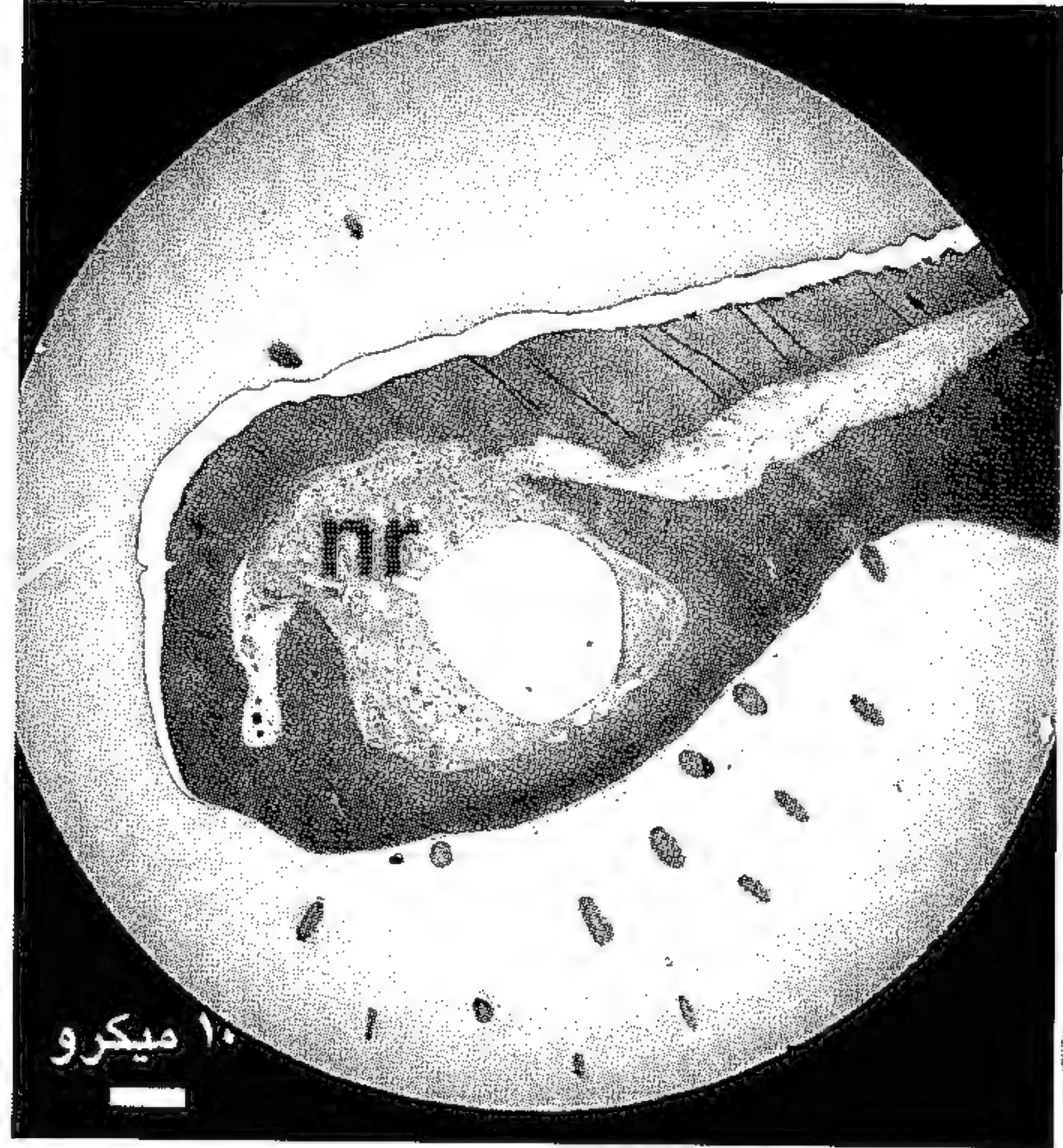
الشكل قم (٦, ٧). رسم تخطيطي يبين حركات الجناح والقوى المنتجة. توضح الخطوط الزرقاء السميكة نهاية الجناح وسمكه ليظهر الحافة الأمامية له، أما الأسهم الزرقاء اللون الدقيقة والمنحنية فتمثل اتجاه دوران الجناح، والأسهم الزرقاء الدقيقة فتمثل حركة الجناح للأمام والخلف. توضح الخطوط السوداء الدقيقة خطوط التدفق الهوائي، وتبين الأسهم الحمراء اللون مدى واتجاه القوة الكلية أما الأسهم الدقيقة الذهبية اللون فتمثل مكونات رفع القوة.

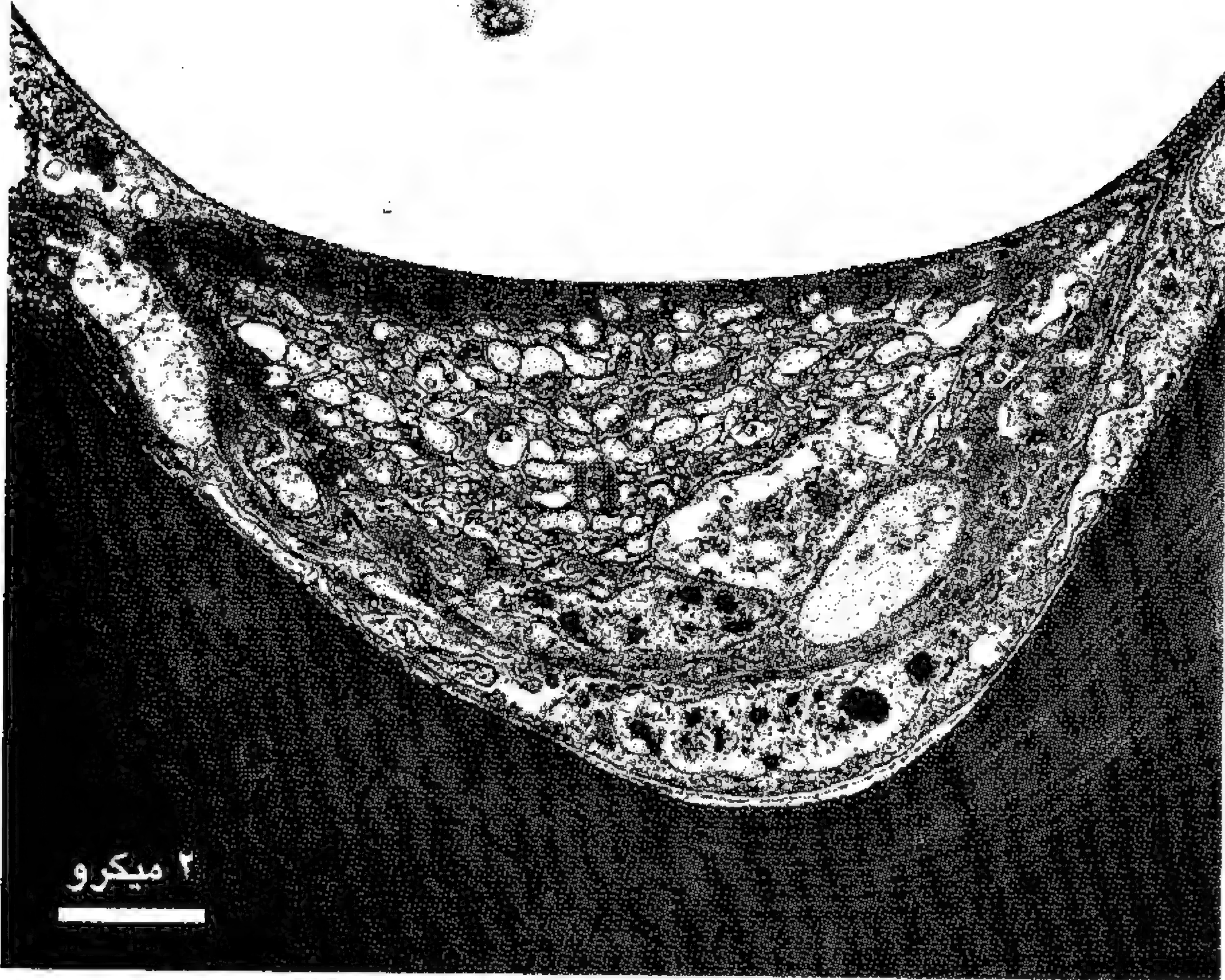
(أ)اتجاه الجناح لأسفل أثناء الرفرفة. لاحظ أوضاع الجناح المتتالي (بالأزرق) أثناء رفرفة الجناح لأسفل عندما تتحرك الحشرة أثناء طيرانها من اليمين لليسار.وتمثل الأسهم الحمراء مدى واتجاه القوى المتولدة عند ضربات الجناح.

(ب)اتجاه الجناح لأسفل أثناء الرفرفة بالنسبة للوضع (١) كمجموعات قوى متأخرة متكونة التي ينتج عنها انخفاض الضغط فوق الجناح. عند دوران الجناح يبدأ الدوران من ٢ –أ ويظهر في الشكل على هيئة جناح فقط (سهم أزرق في ب – ٢) قبل نهاية حركة الجناح لأسفل وينتج الدوران الصاعد للجناح.

(ج)حركة الجناح لأعلى أثناء الرفرفة ولازالت الحشرة تتجه من اليمين إلى اليسار. يتحرك الجناح الآن لأعلى وللخلف.

(د) للحشرة دوامة هوائية لليسار خلفها (٤)، لاحظ أن دوران الحشرة يؤدي أيضاً إلى دوران الجناح وينتج في النهاية طاقة رفع.





الشكل رقم (٧,٧). قطاع خلال الحافة الأمامية لعرق الجناح الضلعي في شغالة نحل العسل بالمجهر الضوئي.
(أ) بالقوى الصغرى لتجويف عرق الجناح يظهر فيه الخلايا العصبية (nr)
(ب) بالقوة الكبرى للنسيج العصبي في تجويف عرق الجناح. لاحظ الجليد (C) والنسيج العصبي (n)

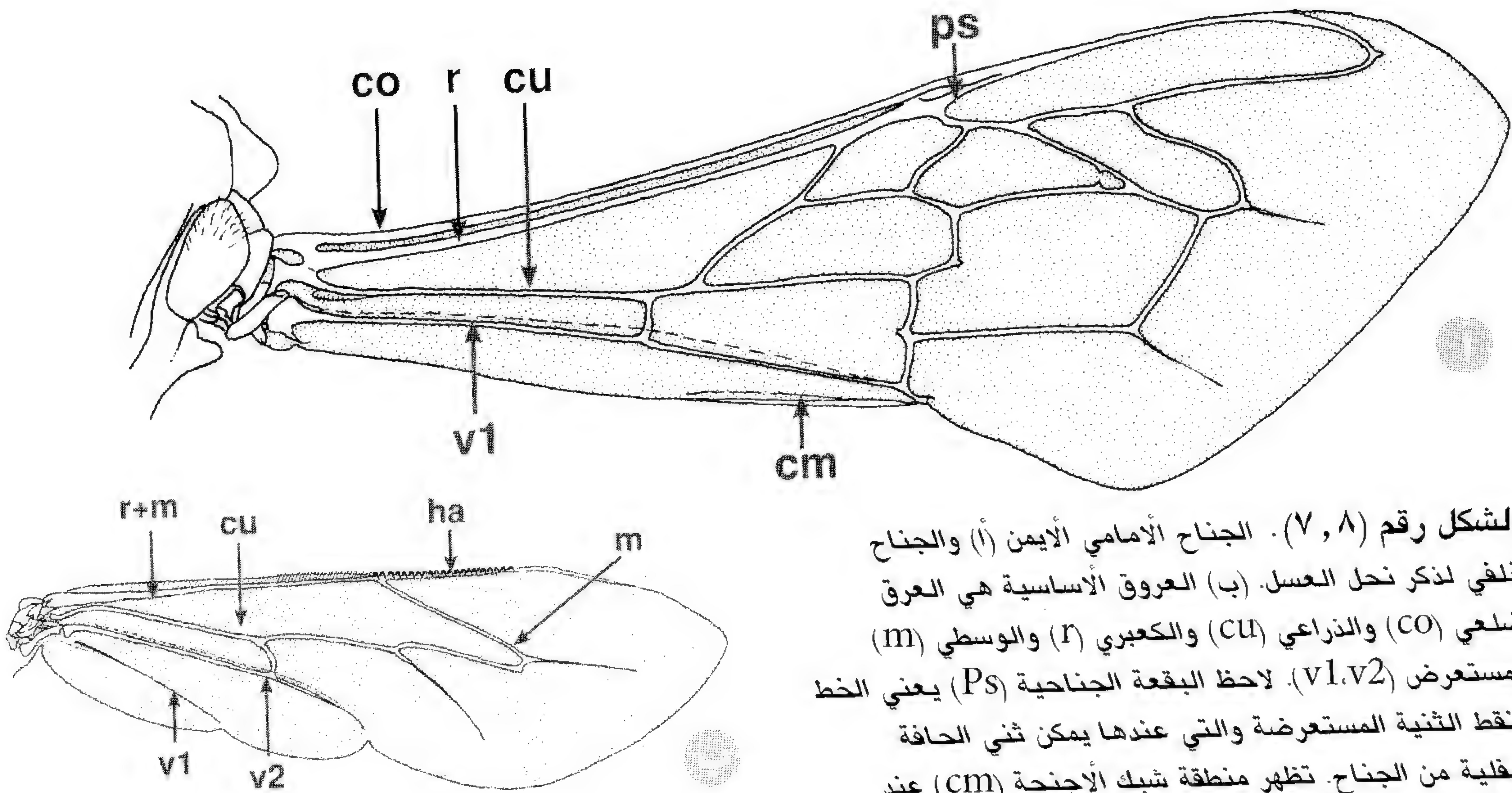
الأمامية إلى الخلف وبذلك تتولد قوة رفع دائرية بميكانيكية تشبه تلك التي تولد التدويم الخلفي Backspin (حركة الكرة على نحو رحوي خلفي) على كرة تنس ينتج الدوران قوة لاحقة عند نهاية وضع المستوى المنخفض للجناح، وهذه تتحلل عندما تدفع قوة الدفع الحشرة للأمام. أما الميكانيكية الثالثة التي تزيد من قوة الرفع فإنها تكون متاحة عند وضع المستوى العلوي للجناح. ويفقد بعض الطاقة في الدوامات التي تنعزل أثناء وضع المستوى المنخفض للجناح، والتي يمكن أن تسترد خلال الدوران عند بداية رفع الجناح ويطلق عليها "غنيمة النشاط" Wake capture".

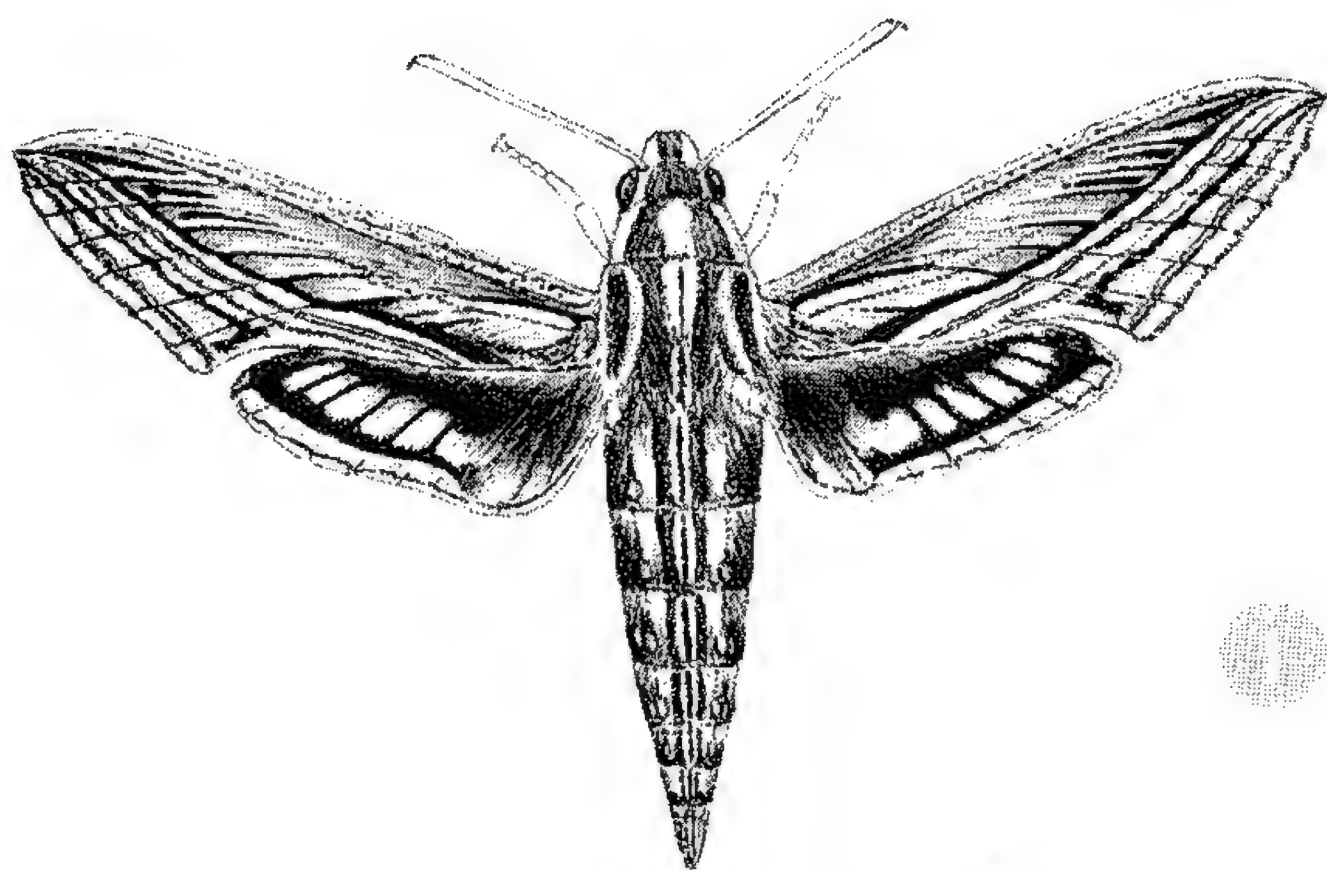
ومن نتائج الدراسات اللاحقة على هذه الدوامات والميكانيكيات غير الثابتة، أمكن شرح التعارض بين الديناميكية الهوائية التقليدية والحقيقة التي تؤكد أن الحشرات يمكنها الطيران، ولكن لازال كثير من التجارب التي يجب أن تجرى في هذا المجال لتوضيح الصورة تماما. فلأجنحة الحشرات أشكال وأحجام متعددة. وأن اختلافات بسيطة يمكن أن تؤدي إلى اختلافات أساسية في طبيعة ومدى إسهام القوى غير الثابتة المنتجة. ويظهر نشاط الدوامة بأشكال متباينة باختلاف أنواع الحشرات؛ فمثلا في الحشرات التابعة لرتبة شبكية الأجنحة تشبه الدوامة حدوة الفرس Horseshoe Lacewings أكثر من شكل الكعكة [٨].

عادة، يبدو طيران الحشرات معقداً. وبالرغم من تراكم كثير من المعلومات خلال العشرين عاما الأخيرة لتفهم هذا الموضوع، إلا أن معظم هذه التجارب قد أجريت على عدد محدود جدا من الحشرات مثل فراشة الصقر Hawk moth، والجراد Locusts والنحل الطنان Bumble bees وبعض الحشرات صغيرة الحجم جدا مثل ذباب الفاكهة والزنابير المتطفلة. ولازالت الدراسات تجري على قياسات القوى المتولدة الفعلية والميكانيكيات الدقيقة التي يستعملها نحل العسل في الطيران، ولكن برغم وضوح استغلال كل هذه الميكانيكيات في نحل العسل إلا أنه من غير الواضح إلى الآن أي الميكانيكيات من هذه المعروفة تعمل أثناء الطيران.

رابعاً : تركيب الأجنحة
The structure of the wings

أجنحة الحشرات عبارة عن أغشية رقيقة من جليد متصلب ومدعمة بعروق جليدية Cuticular veins. عند الخروج من آخر جليد للحورية أو من الجليد العذري، يلاحظ أن جناح الحشرة الكاملة يكون مجعدا Rumple وناعما Smooth ومطويا Pliable. وتتمدد الأجنحة بضغط هيمولمف الحشرة الذي يندفع في العروق المجوفة لهذه الأجنحة. وفي الساعات الأولى من حياة الحشرة الكاملة، تجف الأجنحة وتتصلب لتصل إلى حجمها وشكلها النهائيين. وبعض عروق الأجنحة مجوفة (شكل رقم ٧,٧) لذلك فإنه ليس





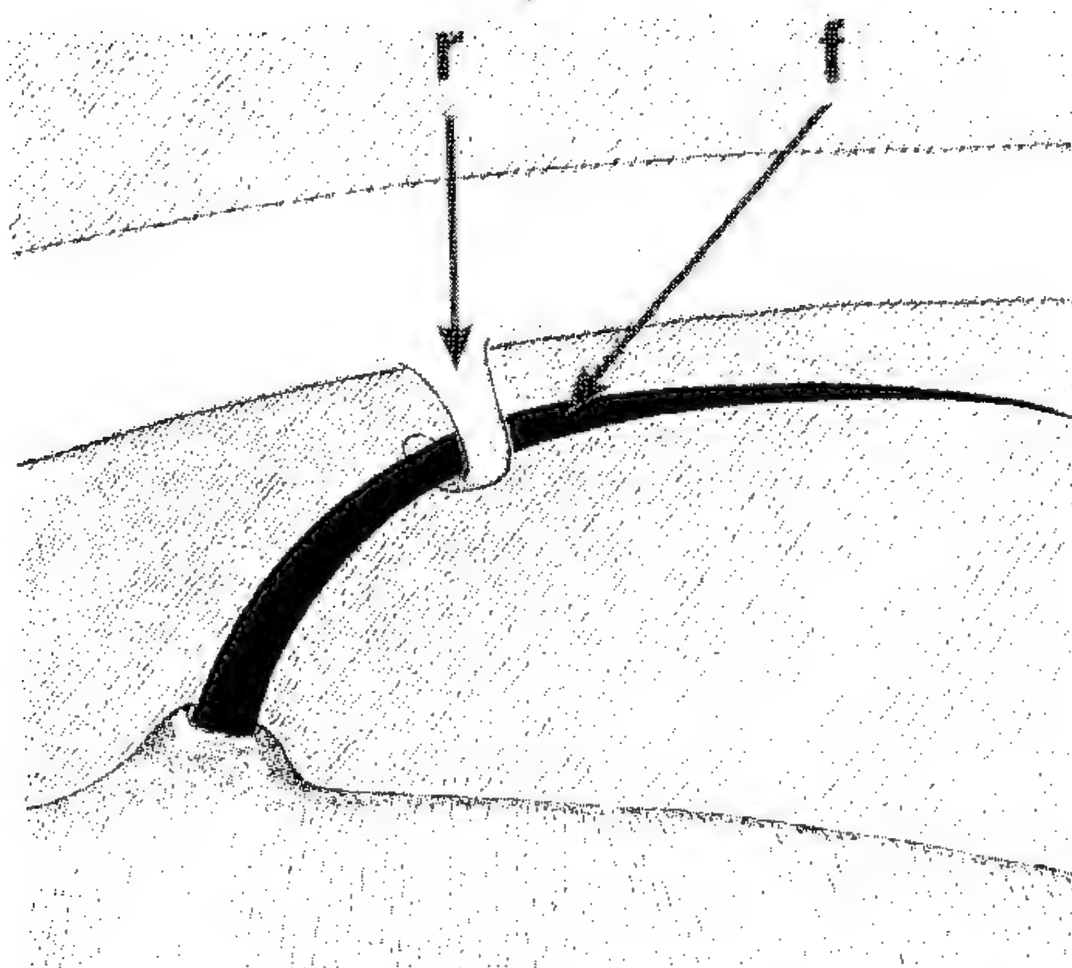
الشكل رقم (٧,٨). الجناح الأمامي الأيمن (أ) والجناح الخلفي لذكر نحل العسل. (ب) العروق الأساسية هي العرق الضلعي (co) والذراعي (cu) والكعبري (r) والوسطي (m) والمستعرض (v1,v2). لاحظ البقعة الجناحية (Ps) يعني الخط المنقط الثنية المستعرضة والتي عندها يمكن ثني الحافة السفلية من الجناح. تظهر منطقة شبك الأجنحة (cm) عند الحافة السفلية للجناح الأيمن والخطاطيف (ha) عند الحافة الأمامية للجناح الخلفي (عن سنودجراس Snodgrass(٢٣)).

من الضـــروري أن يصل لهـــا جميعا أعصـــاب [٢١]. خلال حياة الحشرة، يتحرك الهيمولمف خلال العروق المجوفـة ليحافـظ علـى مسـتوى الرطوبـة في الجليد والضروري للمحافظة على مرونة هذا الجليد، ويغذي الأعصاب المتصلـة بالتراكيب الحسية بالجناح. وتمنح العـروق كل من الصلابة والليونـة للجناح ولكن تسمح أيضا لشـكل الجناح ومظهره الجانبـي من التغير تحت الظـروف المختلفة مـن حمل القصـور الذاتي والحمل الديناميكي الهوائي [٢٢].

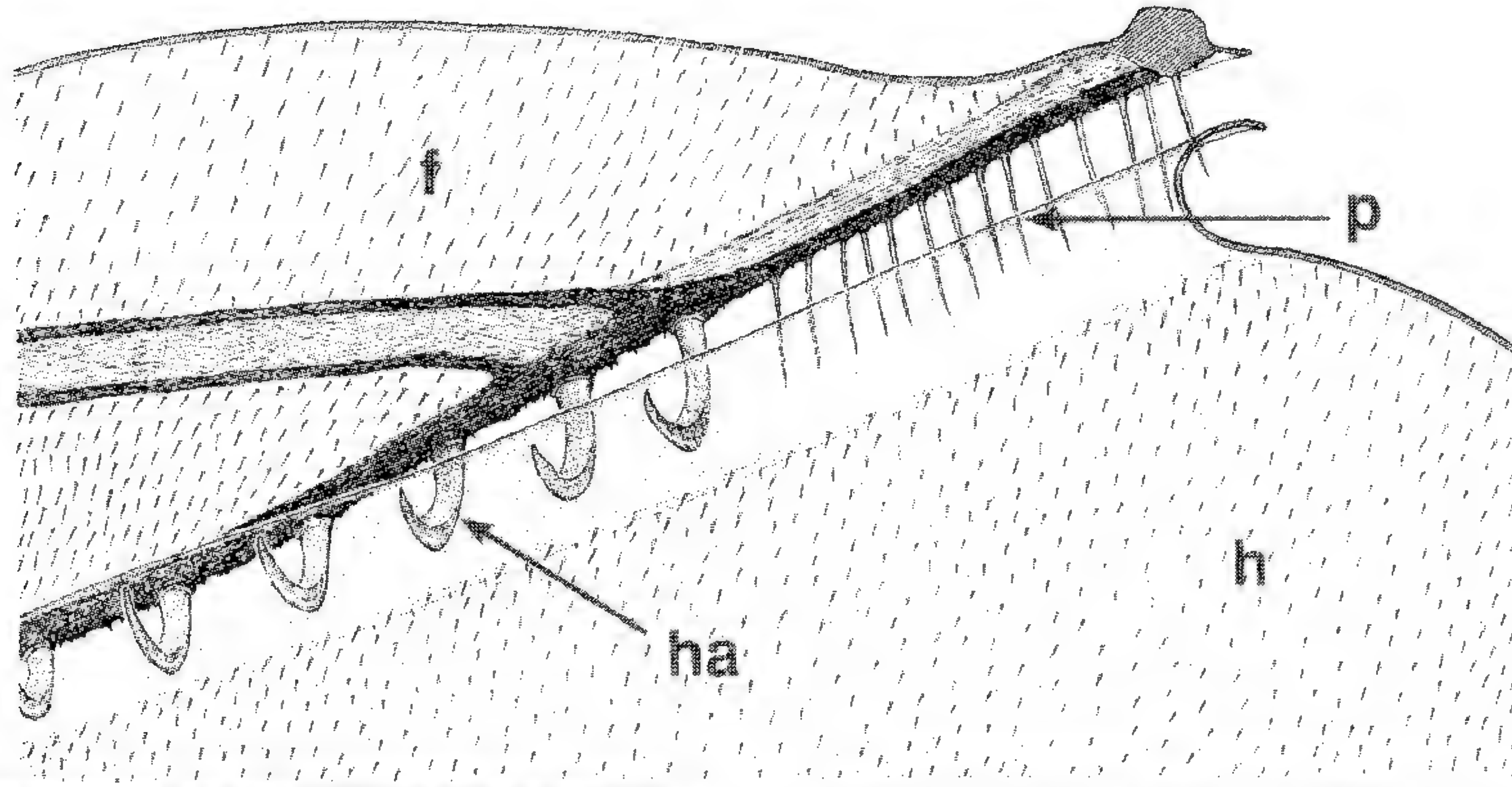
توجـد اختلافات جوهرية في حجـم وشكل أجنحة الحشـرات وفي تعريق هذه الأجنحـة أيضا. ففي نحلة العسـل يبدو الجناح الأمامي أكبر مـن الجناح الخلفي والتعريق فيه أقل تعقيـدا في بعض الحشرات الأخرى (الشكل رقم ٧,٨).

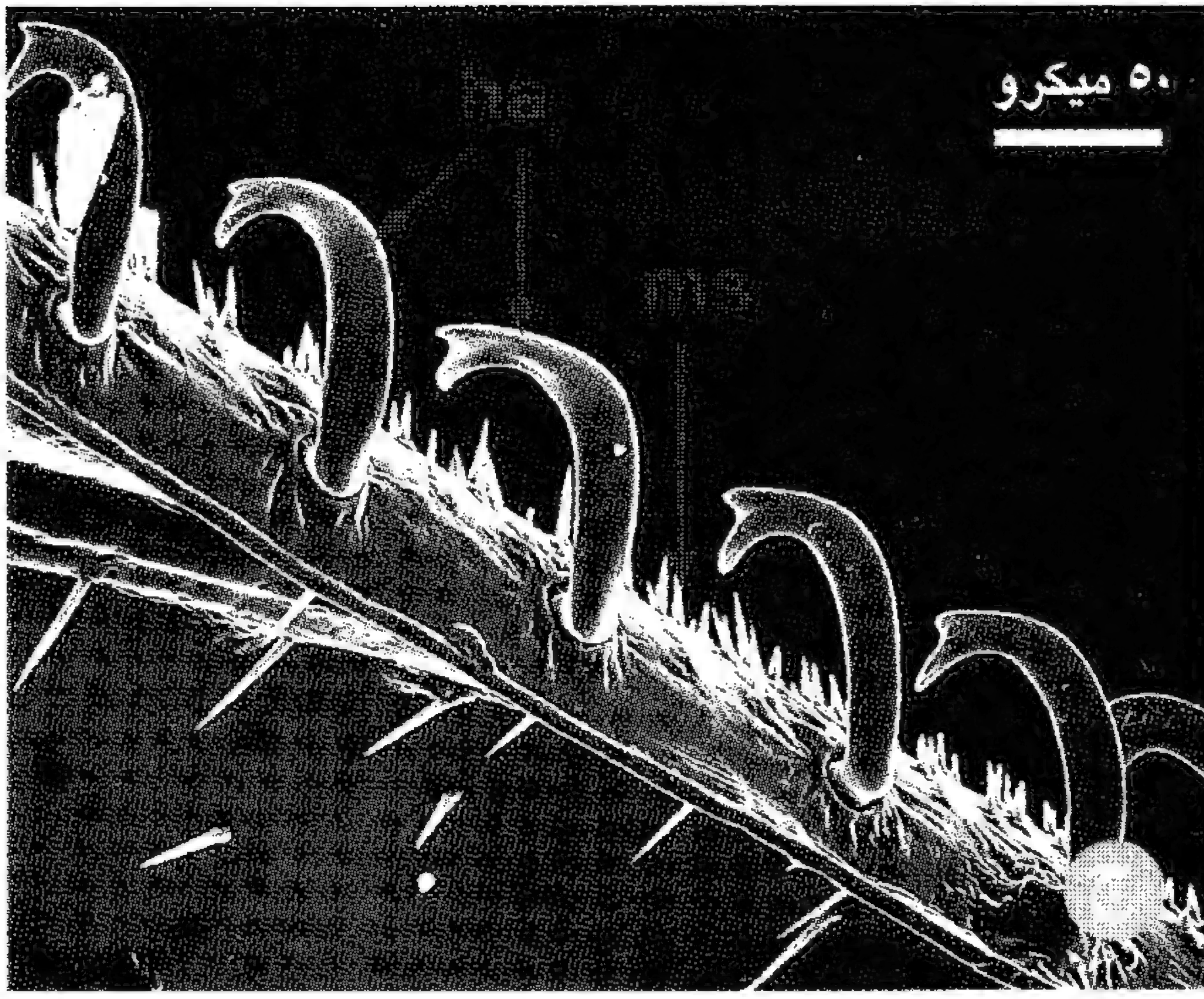
خامساً : زوج واحد أم زوجان من الأجنحة؟
One or two pairs of wings?

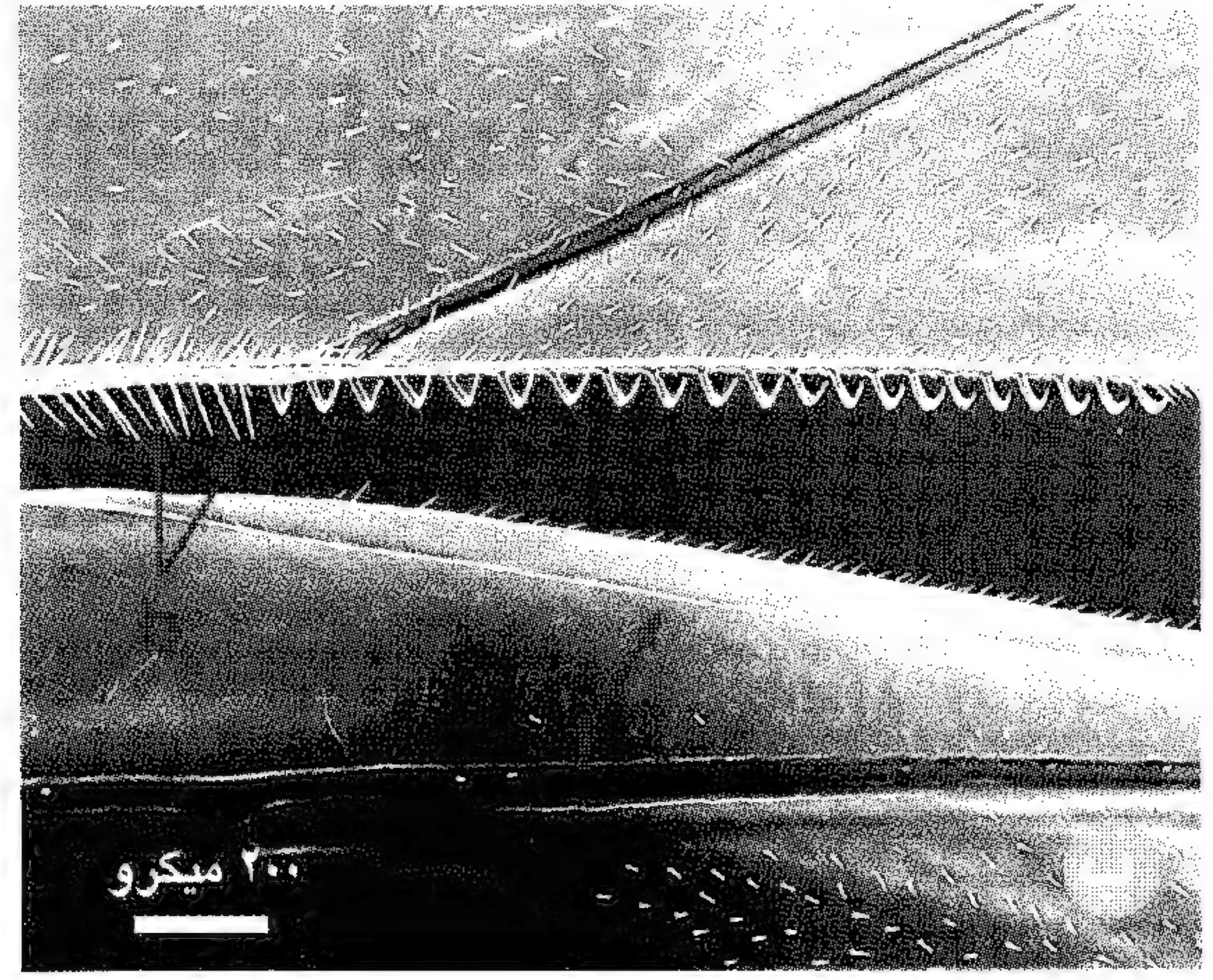
أمكـن حـل المشكلـة الديناميكية الهوائيـة لوجود زوجين مـن الأجنحـة يرفرفان في نفس الوقت على جانبي الجسم بعـدة طرق. ففي الحشرات الأكثر بدائية مثـل الحشرات التابعة لرتبـة الرعاشات Odonata، يمكن لزوجي الأجنحة أن يتحركا مستقلين عن بعضهما

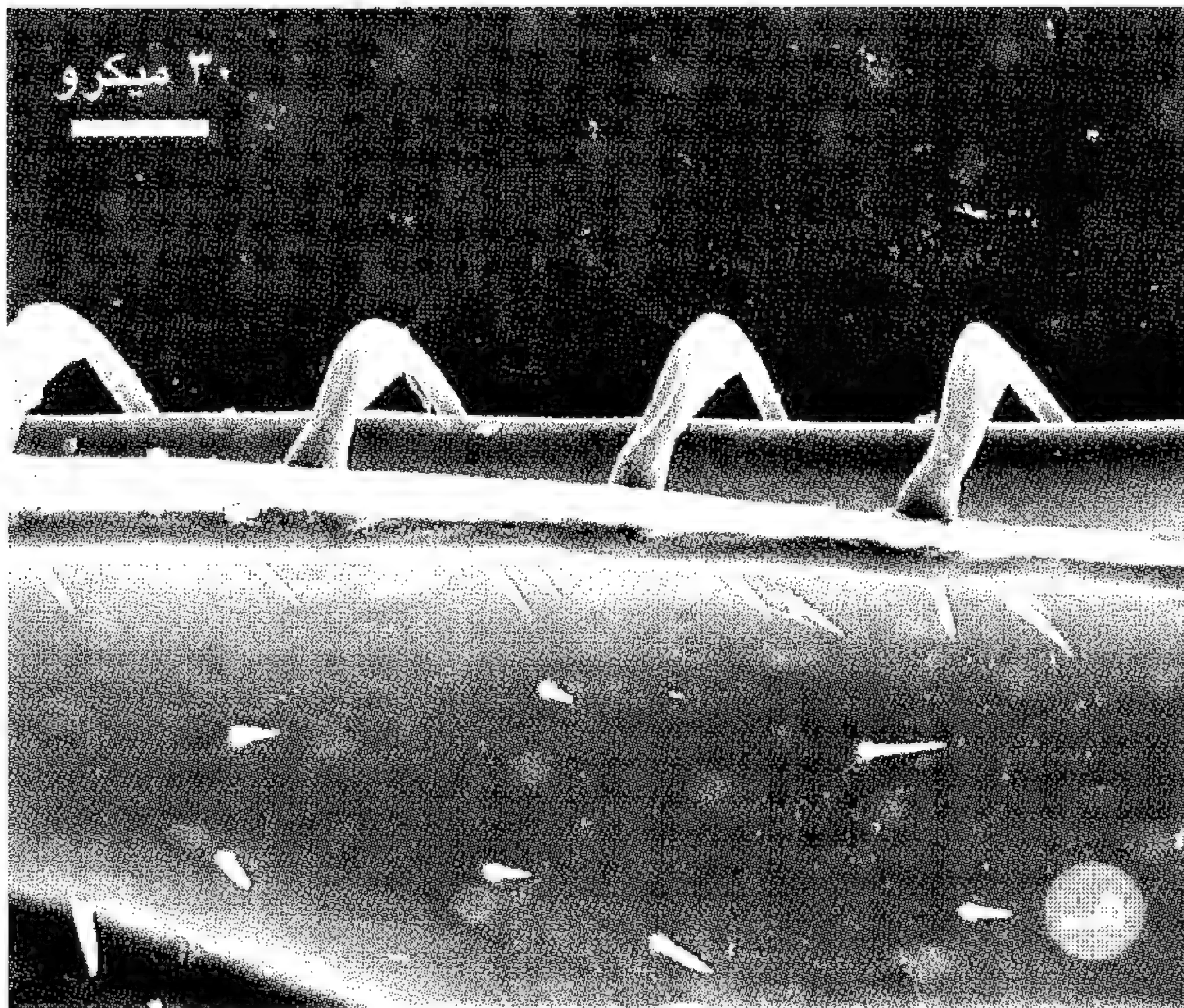


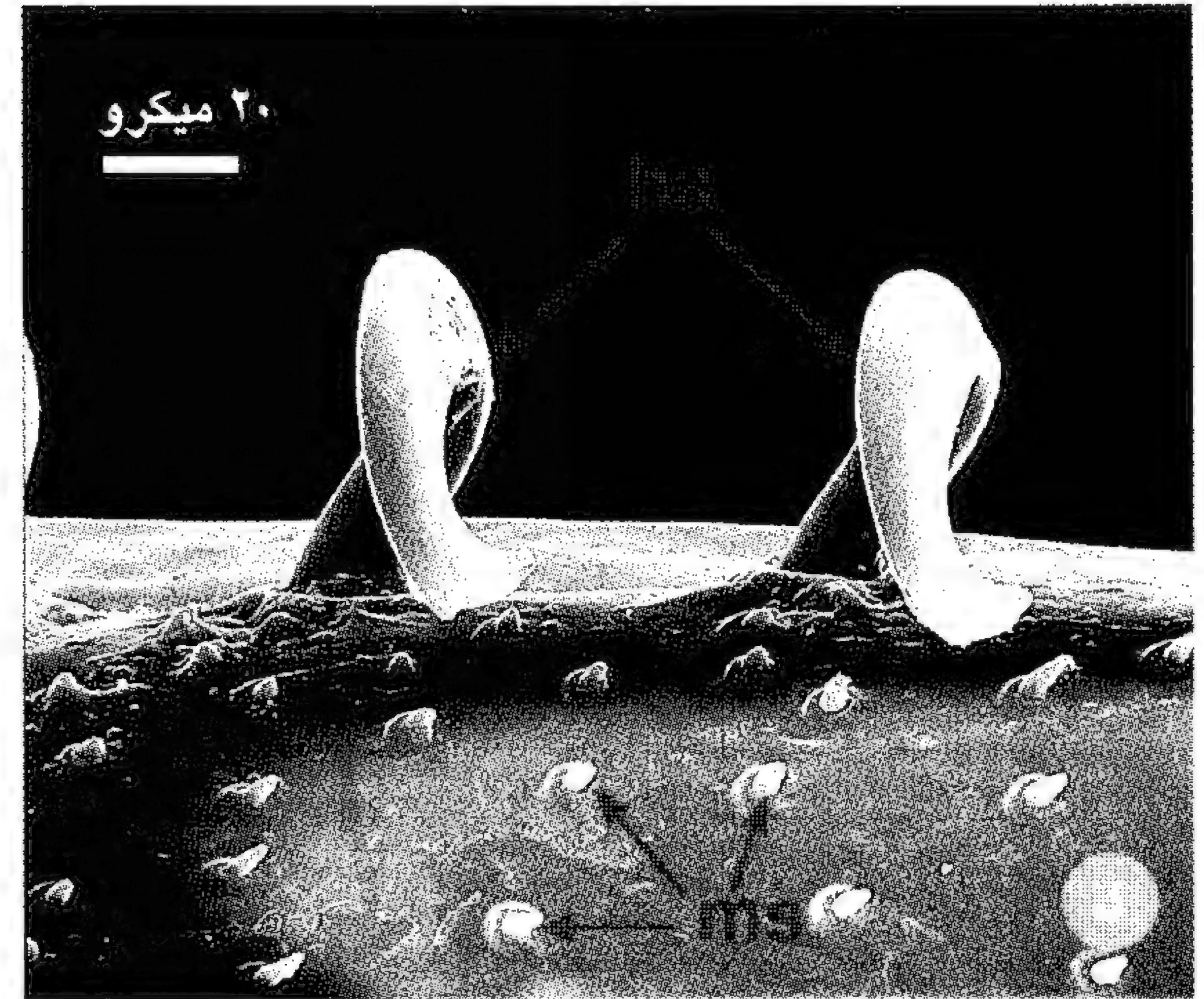
الشكل رقم (٧,٩). آلة شبك الأجنحة في فراشة الصقر (أ). لاحظ آلة شبك الأجنحة في ذكر نفس الفراشة (ب) والشوكة (f) الموجودة على الجناح الخلفي والخطاف الذي يخرج من العرق الكعبري للجناح الأمامي.











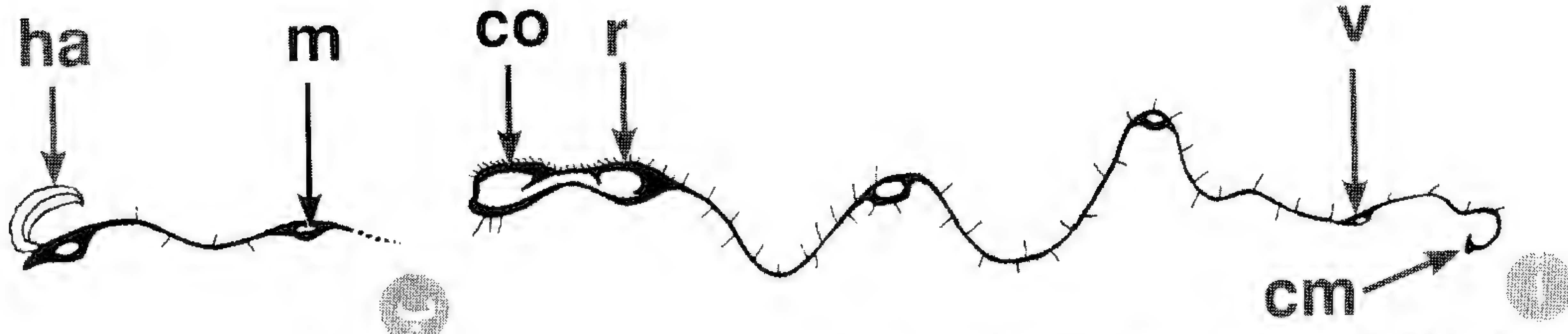
الشكل رقم (٧,١٠). ميكانيكية شبك الأجنحة في نحلة العسل (أ)شكل تخطيطي لمنظر من أسفل. لاحظ الجناح الأمامي (f) والخلفي (h) والخطاطيف (ha)والشعرات الكبيرة أو الأشواك والتي من المحتمل أن يكون لها وظيفة حسية (b)، (ب)، (ج)، (د)، (هـ) صور فوتوغرافية تفصيلية عن ميكانيكية شبك الأجنحة في نحلة العسل.

(ب)انفصال الجناحين. لاحظ أن الجناح الخلفي لأعلى ، الخطاطيف والأشواك على الحافة الأمامية للجناح الخلفي ، الثنية عند الحافة الخلفية للجناح الأمامي (f)

(ج) الخطاطيف (ha) وشعيرات صغيرة تعتبر مستقبلات ميكانيكية

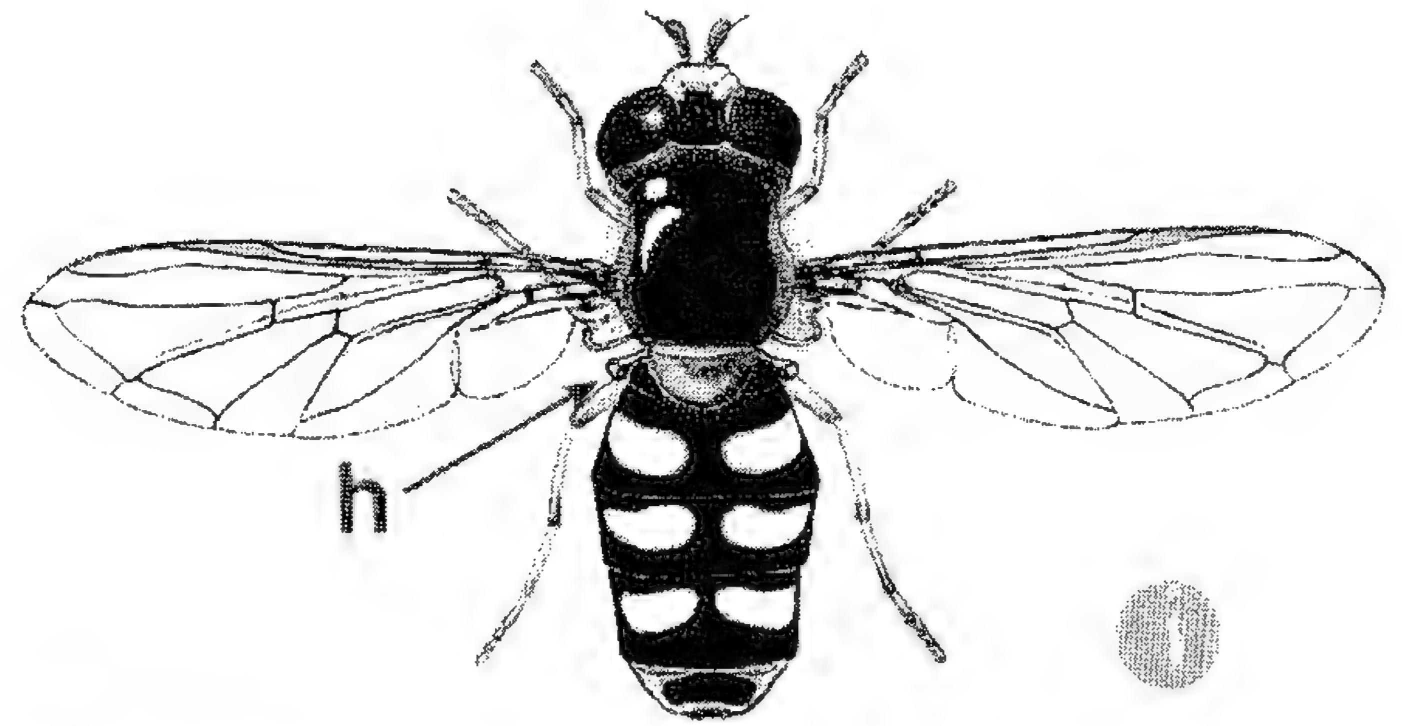
(د) الخطاطيف (ha) وشعيرات صغيرة تعتبر مستقبلات ميكانيكية (منظر من أعلى)

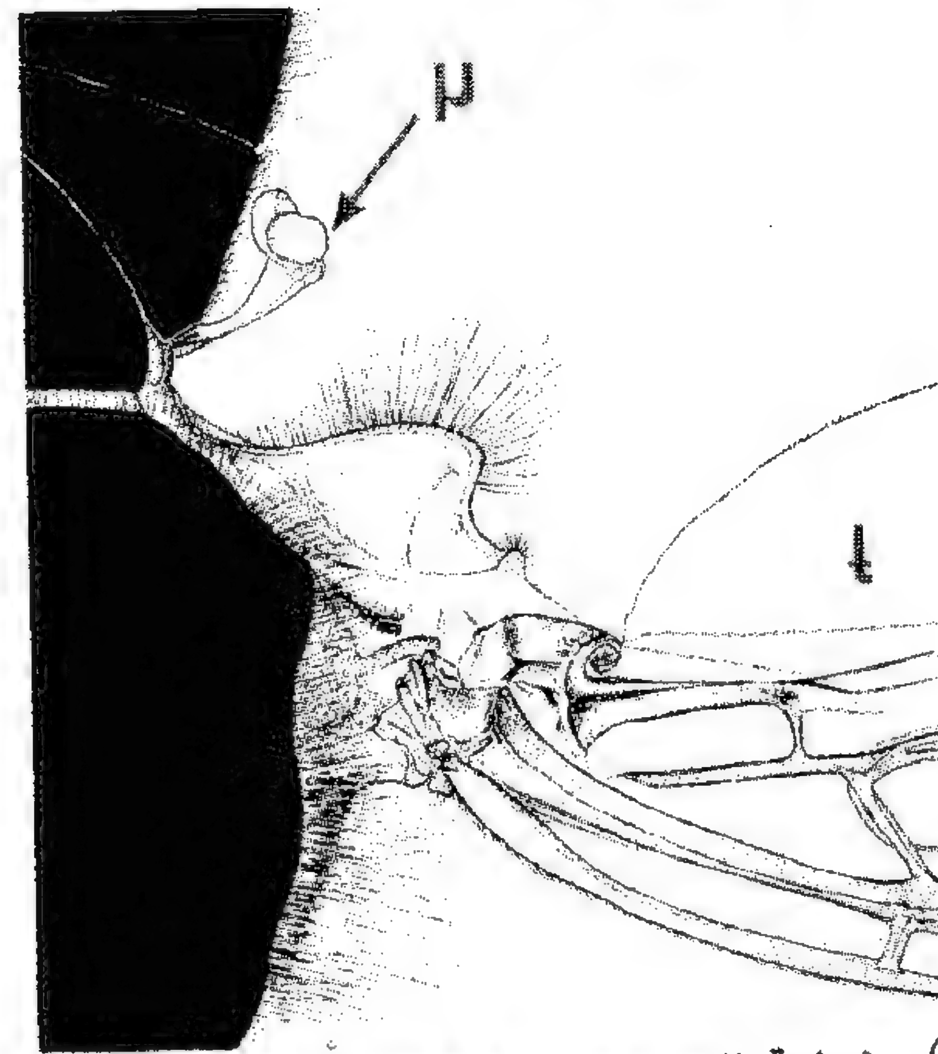
(هـ) التشابك عن طريق الثنية الموجودة على الجناح الأمامي.



الشكل رقم (٧,١١). شكل تخطيطي يبين قطاع خلال الجناح الأمامي لنحلة العسل (أ)، والجزء الأمامي من جناحها الخلفي،(ب) في منطقة تشابك الأجنحة. لاحظ العرق الضلعي (cu) والكعبري (r) والوسطي (m) والمستعرض (V). لاحظ حافة التشابك (cm) الخطاف (ha) (عن سنودجراس Snodgrass (٢٣)).

البعض وبالتالي فـإن كل من الصدر الأوسط والصدر الخلفـي يكونا علـى درجة كبيرة من النمـو والتطور. وإذا كانـت الأجنحة الخلفية هي الـزوج الأكثر أهمية في الحشـرة كما هو الحال في الحشـرات التابعة لرتبة مستقيمة الأجنحـة Orthoptera (الجراد والنطاطات وصراصير الحقـل) والتابعـة لرتبة غمديـة الأجنحة (الخنافس) يكـون الصـدر الخلفـي هو الأكـثر نمواً وتطـوراً. امـا في الحشـرات التابعـة لرتبـة غشائية الأجنحة (النحل والزنابير) وتلك التابعة لرتبة حرشفية الأجنحـة (ابودقيقـات والفراشـات) يكـون الصـدر الأوسـط هو الأكثر تطورا على حساب الصدر الخلفي،





الشكل رقم (٧,١٢). ذبابة السرخس الحوامة (أ)، قاعدة الجناح الأمامي (f) وتحور الجناح الخلفي إلى دبوس أتزان (h) في الشكل (ب)

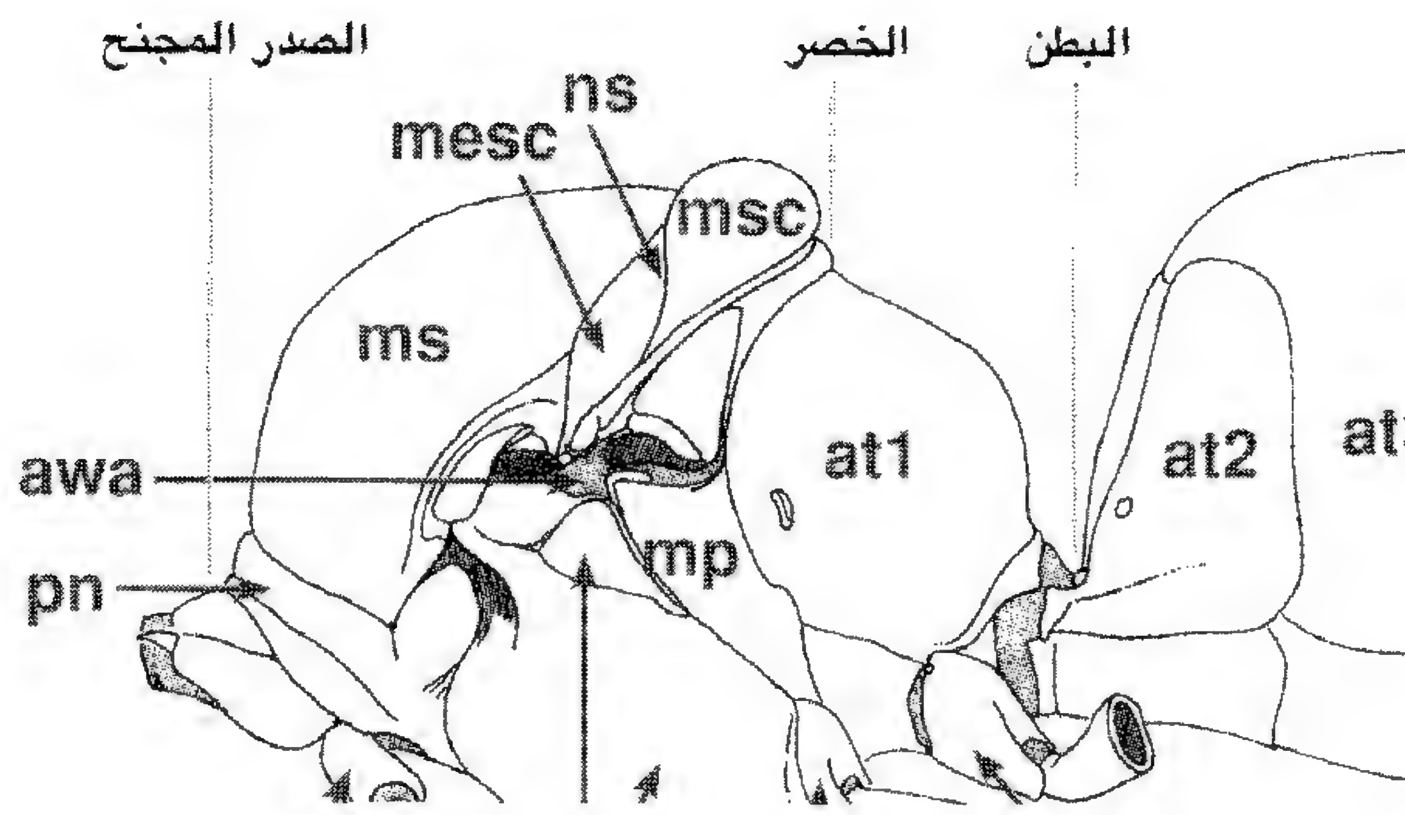
وبالتالي فـإن الأجنحة الأمامية هي مصدر القوة لهذه الحشرات يليها الأجنحة الخلفية، حيث تبدأ الحركة من الأجنحـة الأمامية يليها الأجنحـة الخلفية وبدرجة قد تكـون أقـل. وفي نحل العسـل والفراشـات، تتشابك الأجنحة الأمامية مع الأجنحـة الخلفية ميكانيكيا أثناء الطيران بأنواع مختلفة من آلات شبك الأجنحة (الشكلين رقمـي ٧,٩؛ ٧,١٠). في نحل العسل تنفصل الأجنحة في حالـة الراحة وتقف النحلة علـى مؤخرتها، ولكن عندمـا يتحـرك الجنـاح الأمامي للأمام علـى الجناح الخلفـي أثنـاء الانثنـاء فإن صـف من الخطـاط يف Hamuli الموجـودة علـى الحافـة الأمامية للجناح الخلفـي تدخل في ثنيـة علـى الحافة الخلفيـة للجناح الأمامي، وبالتالي يفتح الجناحان معا على هيئة جناح واحد ذو سطـح واحد ويؤديان الوظيفـة كما لو كانا جناحا واحداً (الشكلـين رقمي ٧,١٠؛ ٧,١١). وفي الحشـرات التابعة لرتبـة ثنائية الأجنحـة (الذباب ذو الـزوج الواحد مـن الأجنحـة) يبدو الصـدر الخلفي مختـزلا كما تختزل الأجنحة الخلفيـة لتصبح زوجا من التراكيب التـي تشبه الهـراوة تسمى دبوسـا الاتزان Halteres (الشكل رقـم ٧,١٢). يرفـرف دبوسـا الاتـزان مـع الجناحـين الأماميين في نفسـ الوقت، ويعتقد أنهما يعملان مثل جهـاز الجيكروسكوب (أداة تستخدم لحفظ تـوازن الطائرة) لإحساسهم بعزم اللف والـدوران عندمـا تـؤدى الحشرة منـاورات طيران معقدة.

سادساً: كيف تتحرك الأجنحة؟
How are the wings moved?
التركيب التشريحى للصدر
Anatomy of the thorax

قبل النظـر في كيفية حركة الجنـاح، يحتاج الأمر إلى معرفة التركيب والنظام الهيكلي الأساسي للحشرة.

ومن المتفق عليه عموما أن الحشرة في العصور الغابرة كانت مكونة من حلقات وتشبه الدودة وذات جلد مرن. وكما هو الحال في الديدان، يتكون جلد أو جدار جسم الحشرة السلفية (من العصور القديمة) من كيس" منتفخ" "inflated" بالأعضاء مع سوائل الجسم التي تشكل ضغطا ساكنا على هذه الأعضاء لتشكل في النهاية ما يسمى بالهيكل الهيدروستاتيكي Hydrostatic skeleton. وفي معظم الأطوار الكاملة من الحشرات يختفي التركيب الحلقي الأصلي بدمج الحلقات في مجاميع وظائفية لتكون ثلاث مناطق رئيسية Tagmata للجسم ويتصلب أجزاء من الجليد. وفي الحالة النموذجية، يتكون الجسم من مناطق الرأس والصدر والبطن وهم مكونين من ٦، ٣، ١٠ (أحيانا ١١) حلقات، على الترتيب. وفي الحشرات الكاملة، يحمل الصدر عادة ثلاثة أزواج من الأرجل، وهذه مع مناطق الجسم الثلاثة تشكل من الناحية الشكلية و التقسيمية فوق صف مفصليات الأرجل: Super class Arthropoda، والتي منها صف الحشرات Insecta أوصف ذوات الستة أرجل Hexapoda. في الحشرات توجد أجنحتها أيضا على الصدر. تحتوى الرأس أيضاً على أجزاء الفم والعيون ومراكز الإحساس والأعصاب والعقد العصبية فوق المريء وتحت المريء. ويعتبر الصدر هو المكان الأول للنشاط الحركي، وتتضمن البطن أعضاء التناسل والهضم والإخراج. ويمكن مشاهدة علامة منشأ حلقات الجسم البدائية في الحشرة من تكرار العقد العصبية والثغور التنفسية في حلقات الصدر والبطن.

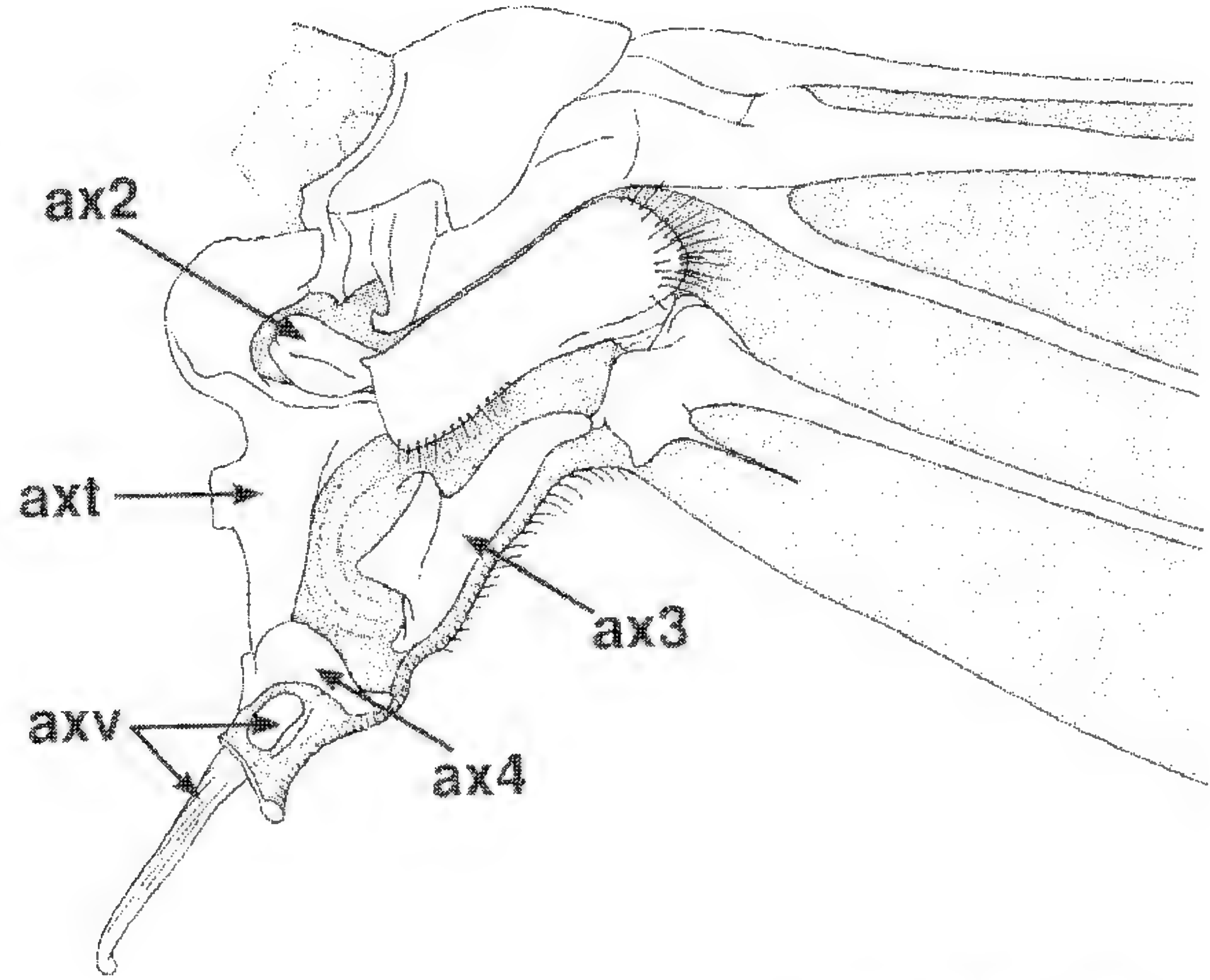
إن أحد الصفات الهامة للهيكل الخارجي للحشرات هو مرونته. يتكون الجليد من لويفات دقيقة من سكريات عديدة Polysaccharide microfibrils التي ترقد في مدمج مكون من بروتين، ويكونا معا تشكيل ليفي يتصف بالقوة والمرونة معا [٢٤]. وتزيد عملية التصلب Selerotization درجة الترابط بين الألياف والمدمج، وينتج عن ذلك تصلب صفائح جليدية تسمى الصلبيات المتغلظة Sclerites. في الحشرات التي ينتشر فيها التغلظات الجليدية تحتوي الحشرة على صلبيات متغلظة مرتبطة بعضها البعض بواسطة أغشية جليدية مرنة. وتتكون الحلقة من صلبيتين أساسيتين هما الصلبية الظهرية أو الترجة Tergum، والصلبية البطنية أو الاسترنة Sternum، وتنفصل الصليبتان



الشكل رقم (٧,١٣). منظر جانبي لصدر نحلة العسل والجزء الأمامي لبطنها يبين الصفائح الأساسية. لاحظ منطقة تمفصل الجناح (awa)، والصفيحة الظهرية البطنية الأولى (الخصر) (at1) والصفيحتان الظهريتان البطنيتان الثانية والثالثة (at2،at3) على التوالي. (عن سنودجراس Snodgrass (٢٣)).

عن بعضهما جانبيا بواسطة غشاء البلورا Pleura. كما يوجد بين كل حلقتين صلبيات متغلظة ضيقة تسمى الصلبيات بين الحلقية Intersegmental selerites تتشكل في ثنايا الغشاء بين الحلقي. وترتبط العضلات الطولية بالصلبيات بين الحلقية وبالتالي تباعد الحلقة من الأمام إلى الخلف. وفي الصدر عموما يطلق على الصلبية الظهرية الأمامية اسم البرونوتوم Pronotum والصلبية الظهرية الوسطي ميزونوتوم Mesonotum والصلبية الظهرية الخلفية ميتانوتوم Metanotum. فإذا وجدت الأجنحة فإنها تتصل بالحلقتين الصدريتين الوسطى والخلفية، وغالبا ما تلتحم الثلاث حلقات الصدرية مع بعضهم. أما في نحل العسل، فتلتحم هذه الثلاث حلقات الصدرية مع الحلقة البطنية الأولى مكونين الصدر المجنح Pterothorax (الشكل رقم ٧,١٣).

في الحشرات المجنحة، تلتحم الصلبية الظهرية بين الحلقية لأي حلقة مع خلف مقدم الحلقة جزءً يطلق عليه خلف الصلبية الظهرية في الصدر Postnotum حيث تعتبر هذه الصلبية هي سقف الحلقة. وعادة يشكل خط الالتحام واضحا على السطح الظهري للصدر الثلم قبل الضلعي Antecostal sulcus، والذي يفصل الجزء الأمامي عن الصفيحة Scutum. في الحلقة الصدرية المجنحة تنزل نتوءات متغلظة Phragma من الصلبيات الظهرية، حيث تعمل على تقوية سقف الحلقات التي تحمل أجنحة، وتعمل كنقاط إتصال



الشكل رقم (٧,١٤). منظر من أعلى للجناح الأمامي الأيمن لذكر نحل العسل مفتوح ومفرود لبيان اتجاهات الصليبات الجناحية فيه. لاحظ الصليبات الإبطية من الأولى إلى الرابعة على الترتيب (ax١، ax٢، ax٣، ax٤) وكذلك الرافع الإبطي (axv) (عن سنودجراس Snodgrass (٢٣).

بالعضـلات. وتحدد هـذه النتـوءات الداخلية بخطوط تسمـى الأخاديـد Sulci التـي تتاخـم مساحات على السطح الخارجي للصليبة الظهرية.

وكمـا هـو الحـال في الصليبـات الظهريـة، فإن صليبـات الناحيـة البطنية يلتحمـوا مع بعضـ طبيعياً ليكونوا أرضية الصـدر بالداخل، ويمتد من الاسترنة أذرع متغلظـة Sternal apophyses. في نحلـة العسـل، يلاحظ أن العناصـر المتغلظة لأحد الجدارين الجانبيـين للحلقـة المجنحـة (البلورا) تكـون واضحة وتنقسـم إلى قسمـين همـا الصفيحـة فـوق الاسترنية Episternum والابيمـيرون Epimeron (الشكل رقـم ٧,١٣)، اللـذان يلتحمـان معاً ومـع الاسترنة ليكونـوا جانبـي وقاعـدة الصدر. مـن الداخل، تمتد الأذرع المتغلظـة في منطقـة البلـورا لتتصل من خلال العضلات الجانبية البطنية Pleurosternal muscles بالأذرع المغلظة في منطقـة الاسترنة. وتتحكم وتنظم العضـلات الجانبية البطنية صلابـة الصدر، كما تشكل الأذرع هياكل داخلية لتدعيم العضلات البطنية الطولية Ventral longitudinal muscles. ويلاحـظ أن عقـل الأرجـل القريبـة (الحرقفـات coxae) تتصـل بالصدر عند نقاط تقع بين الصليبات الجانبية Pleural sclerites والصليبات البطنية Sternal sclerites.

في الصـدر المجنـح للنحلـة (الشكـل رقـم ٧,١٣)، يتكون الصـدر العلوي من الأمام للخلف من: الصليبة الظهرية العليا الأمامية المختزلة Pronotum والصليبـة الظهريـة العليـا الوسطـى الكبـيرة Mesonotum التي تنقسم بدورها بدرز إلى الصفحة الأماميـة Anterior sutumو والصفيحـة الخلفيـة Posterior scutellum (ويطلـق عليها على التوالي الصفيحة الأمامية والصفيحـة الخلفية) ويفصلهما عن بعضهمـا ربـاط مـرن يسمى الـدرز الظهـري المرن Notal suture. ويسمـح هذا الـدرز بالحركة لسقف الصـدر لأعلـى ولأسفل، كمـا يلعـب دوراً حيوياً في ميكانيكيـة الطـيران الصـدري. ويلاحـظ أن الصليبة الظهريـة العليا الخلفية Metanotum تلتحم بالصليبة العليـا الظهريـة للحلقة البطنيـة الأولى والتـي تسمى الخصر propodeum (الشكل رقم ٧,١٣).

تمفصل الجناح في نحل العسل
Wing articulation in honey bee

يوجد جزء من المنطقة الوسطى الجانبية للصدر بين الصفيحـة الصدريـة الظهرية والبلـورا تعتبر مساحة غشائيـة وترتبـط بالأجنحة، وينشأ في هـذه المساحة زوائد ظهرية أمامية وخلفية وكلتاهما يعتبرا إمتدادات للصفيحـة ولكـن الأخيرة تندمـج مع هـذه الصفيحة. وتعمـل الزوائـد الظهريـة الصدريـة كنقـط ارتكاز Fulcra للروافـع التي هي الجنـاح. في هذا الغشاء وفي ذلـك الـذي يشـكل قاعـدة الجنـاح الأمامي تقع صفائـح الغشاء الجانبي وهمـا صفيحتان صغيرتان، الأولى تسمـى صفيحـة قاعـدة الجنـاح Basalare وصفيحة تحت الجنـاح Subalare وكلاهما يرتبطان مـع فـوق الاسترنـة Episternum والابيمـيرون Epimeron، بالإضافـة إلى وجـود أربعة صفائح جناحيـة axillary selerites صغـيرة ومنفصلـة عن بعضهـا (الشـكل رقـم ٧,١٤). ويلاحـظ أن تمفصل الصفائـح مـع العناصر الأخـرى للصدر ومـع قاعدة الجناح يكون معقداً ويمكـن تلخيصه في جدول ٧,١، ويمكـن لمـن يريـد المزيـد مـن المعلومـات في هذا الموضـوع الرجـوع إلى سنودجراس Snodgrass [٢٣]، وللحصول على معلومات تفصيلية يمكن الرجوع إلى برينجـل Pringle [٢٥] داد Dade [٢٦]. في وضع الطيران العادي، يدور الجناح الأمامي لأعلى حـول نفسه بحيث يكون الجزء الخلفـي موجها لأسفل في وضـع رأسـي، وبالتـالي يصبـح غـير مرئي من أعلى، وهـذا الوضع يخفي الصفائح الجناحية بدرجة

جدول رقم (٧,١). الصفائح الجناحية للجناح الأمامي في نحلة العسل (عن سنودجراس Snodgrass(٢٣)).

الصفيحة الجناحية	التمفصلات القريبة	التمفصلات البعيدة	التأثير
الصفيحة الجناحية الأولى	ترتاح الرقبة على النهاية الأمامية للزائدة الصدرية الظهرية الأمامية، ويتمفصل الجسم مع النهاية الخلفية للزائدة الجناحية، وتتمفصل النهاية الخلفية مع تجويف السطح المقعر	يرتكز الرأس على معقد عضوي في الجناح المسطح. يشكل النتوء الجانبي أساس الحافة الداخلية للصفيحة الوسطية	الصفيحة الأمامية المتمفصلة مع الجناح
الصفيحة الجناحية الثانية	يتمفصل السطح الظهري مع الصفيحة الجناحية الأولى	يتمفصل السطح البطني مع الزائدة الجناحية للبلورا الخلفية صفيحة تحت الجناح على الحافة العليا للبلورا	الصفيحة المحورية لقاعدة الجناح عندما ترقد على البلورا وتعطي للجناح تدعيم قوي من أسفل أيضا
الصفيحة الجناحية الثالثة	ترقد قبالة الوتر الجناحي تماما وترتبط النهاية القريبة مع الصفيحة الجناحية الرابعة	تتصل النهاية البعيدة بالقاعدة الكبيرة للعرق الرابع	تعمل صفيحة العضلة القابضة على ثني الجناح
الصفيحة الجناحية الرابعة	يتداخل السطح الداخلي مع النهاية الخلفية للصفيحة الجناحية الأولى، وتتمفصل مع الزائدة الجناحية الخلفية للصفيحة Scutum	يضغط السطح الخارجي قبالة الوتر الجناحي خلف النهاية القريبة للصفيحة الجناحية الثالثة.	الصفيحة الخلفية المنفصلة مع الجناح
الرافعة الجناحية	ترقد قمة الصفيحة المثلثة الطويلة قبالة السطح الوسطى لذراع البروز الخلفي	تظهر الزاوية الظهرية للقاعدة كعقدة صغيرة في غشاء الجناح خلف الصفيحة الجناحية الرابعة مباشرة	تعمل على ثني الجناح

كبيرة. وتتمفصل الصفيحة الجناحية الأولى مع الزائدة الأمامية الظهرية وتعمل كصفيحة تمفصل أمامية للجناح. أما الصفيحة الجناحية الثانية فهي صفيحة محورية لقاعدة الجناح حيث أنها هي الوحيدة التي ترقد على البلورا وتدعمها من أسفل وتتمفصل مع كل من صفائح البلورا القاعدة الجناح Basalare وتحت الجناح Subalare. وتسمى الصفيحة الجناحية الثالثة صفيحة العضلة القابضة وقد سماها بهذا الاسم العالم سنودجراس Snodgrass حيث أنها هي الصفيحة الجناحية الوحيدة التي تتصل بالعضلات وتعتبر الهيكلي الأساسي في ميكانيكية ثني الجناح (الشكل رقم ٧,١٥). وتشكل الصفيحة الجناحية الرابعة الصفيحة



الشكل رقم (٧,١٥). شكل تخطيطي يبين ميكانيكية ثني الأجنحة
(أ) جناح مفتوح في وضع الطيران
(ب) جناح مثني للخلف على طول جانب الجسم. علامة النجمة والنقطة مرتبطة بالخطوط المنقطة تبين كيف تكون الثنية (عن سنودجراس Snodgrass(٢٣)).

الخلفيــة المتمفصلة مع الزائـدة الظهرية الخلفية. وفي نحلـة العسل، توجـد أيضــاً صفيحة إضافيــة سماها سنودجراس Snodgrass الرافعة الجناحية axillary lever التي تعمل علـى ثني الجناح الأمامي من خلال تمفصلهــا مع الصفيحة الجناحية الثالثة. هذا وقد وجد نفس ترتيـب الصفائح في الجناح الخلفي باستثناء عدم وجـود كل من الصفيحـة الجناحية الرابعــة والرافعة الجناحية في الصدر الخلفي.

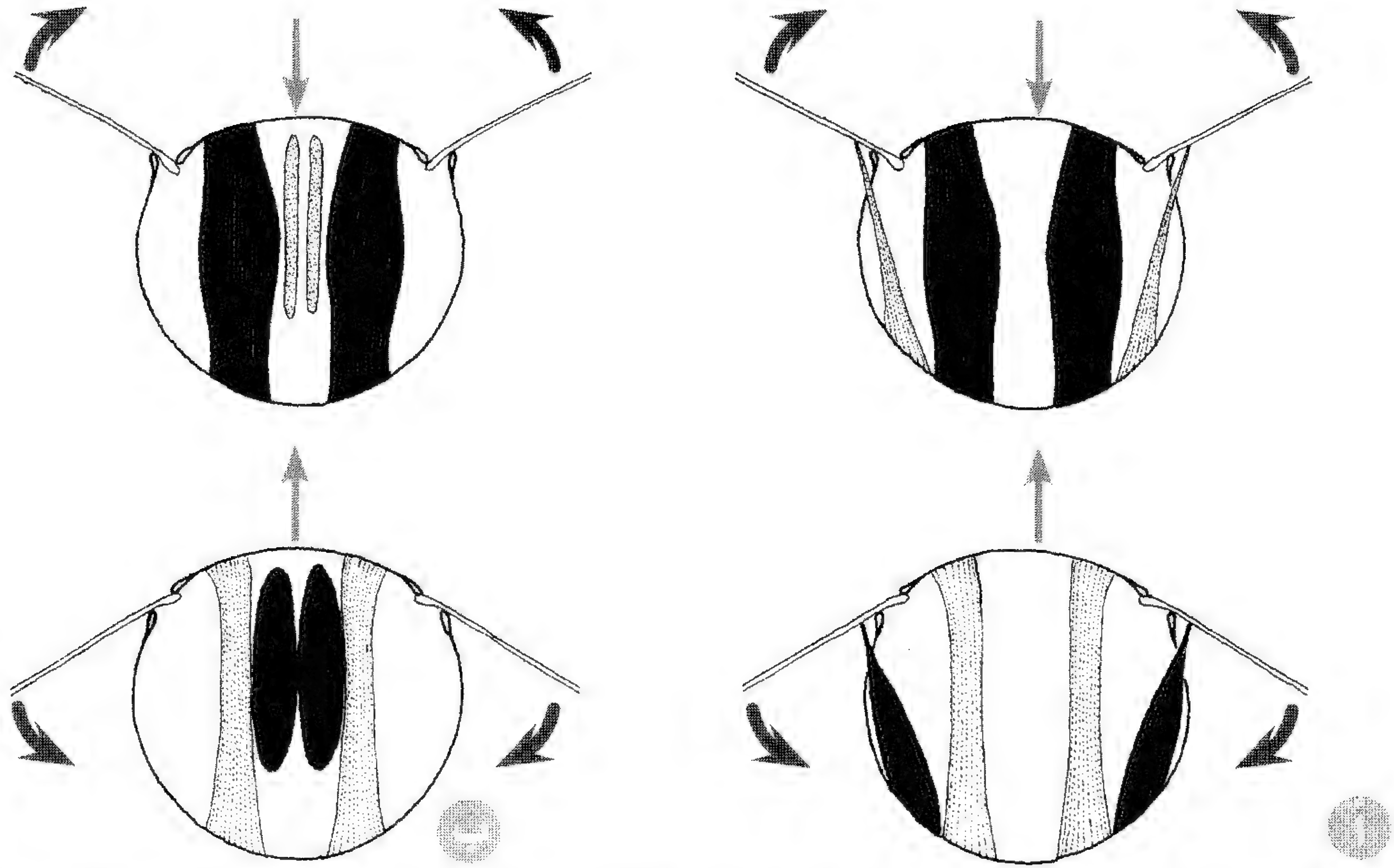
عضلات الطيران
The flight muscles

في صدر نحلة العسل، يوجد نوعان أساسيان من العضلات التي تحـرك الأجنحة مباشرة أوبطريق غير مباشـر (الجدول رقـم ٧,٢ ؛الشكل رقـم ١٦, ٧).

جدول رقم (٢, ٧). عضلات الجناح الأساسية في نحلة العسل (عن سنودجراس Snodgrass(٢٣)).

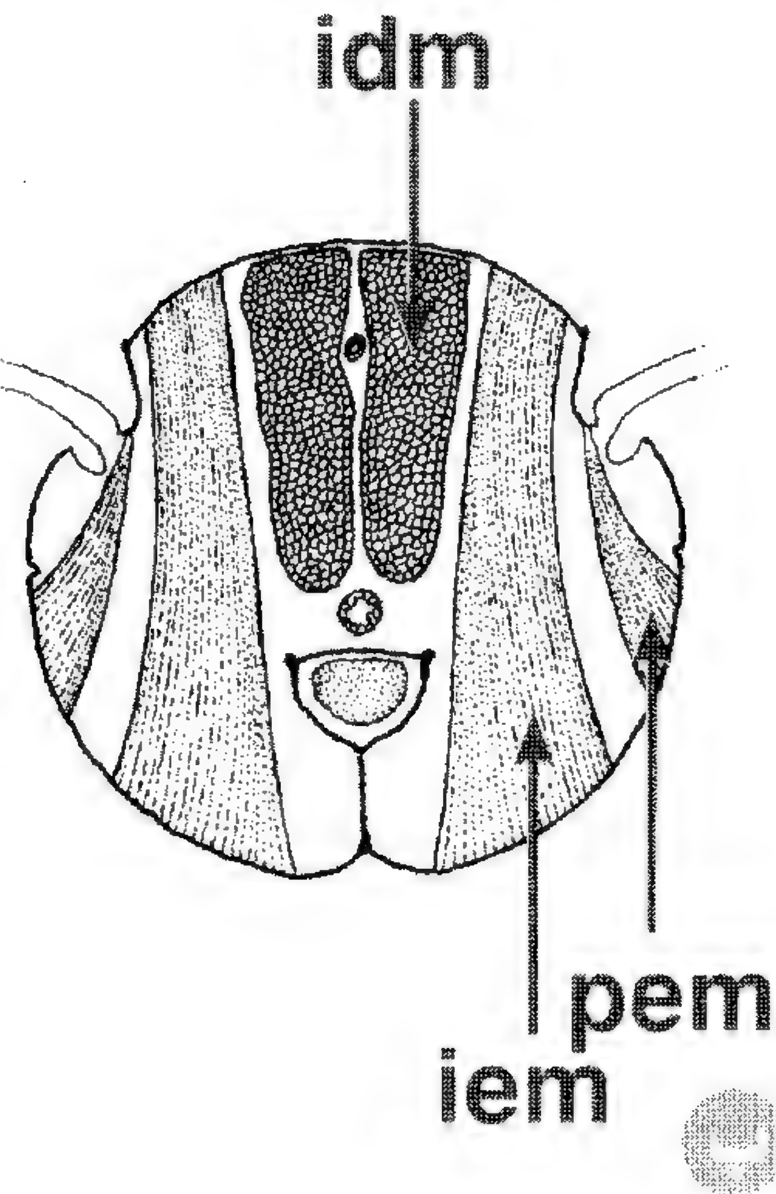
العضلة	المنشأ	الانغماس	التأثير
العضلة الظهريــة البطنية المزدوجة غير المباشرة الليفية (٧٢)	الجدر البطنية والجانبية المنخفضة للصدر الأوسط	تتمدد لأعلى وللأمام إلى الأجزاء الجانبية من الصفيحة Scutum، وللأمام إلى الدرز الظهري notal suture	تفرد الصفيحة الظهرية في اتجاه الصفائح البطنية والتي يتم تسهيلها بفتح الدرز الظهري. رافعة الجناح الأساسية
العضلــة الظهرية الطولية المزدوجة غير المباشرة الليفية (٧١)	النهاية الخلفية للخصر ذراع Phragma الصدر الأوسط.	تتمدد لأعلى وللأمام إلى ما قبل الذراع Prephragma الصغير للصدر الأوسط ثم يحني لأسفل بشدة سطح الصفيحة Scutum بين العضلات الجانبية الظهرية البطنية	تحدب الظهر وتجعله يشبه القبة لتقفل الدرز الظهري. خافضة الجناح الأساسية.
روافع الجناح المساعدة (مزدوجة) (٧٥)	فوق الصفيحة البطنية Episternum للصدر الأوسط	تتصل النهاية البعيدة بالقاعدة الكبيرة للعرق الرابع	تعمل صفيحة العضلة القابضة على ثني الجناح
عضلات قاعدة الجناح (مزدوجة) (٧٧)	الجزء الأمامي من البلورا الوسطي (Episternum)	ينغمس الوتر في السطح الداخلي لقاعدة الجناح	يجذب قاعدة الجناح للداخل في اتجاه الجزء الأمامي للبلورا الوسطى لتعمل على دوران الحافة الأمامية للجناح الهابط
عضلات تحت الجناح (مزدوجة) (٨٢)	حرقفة الصدر الأوسط	ينغمس الوتر في الزاوية العليا لتحت الجناح	يجذب تحت الجناح محركاً الصفيحة الجناحية الثانية. ينجذب لأسفل على قاعدة الجناح الخلفية. يعمل على دوران الحافة الأمامية للجناح لأعلى وللخلف أثناء رفع الجناح
روافع الجناح الخلفي (ثلاثة أزواج) (٩٧، ٩٨، ٩٩)	ذراع الصدر الخلفي للناحية البطنية الداخلية (Endosternum)	الناحية الظهرية للحلقة الصدرية الخلفية	تجذب الناحية الظهرية للحلقة الصدرية الخلفية لأسفل لتعمل على دوران الأجنحة الخلفية لأعلى
عضلات الجناح القابضة (٧٦ أ، ب، جـ)	السطح الداخلي لبلورا الحلقة الصدرية الوسطى	في فص كبير على الحافة الأمامية للصفيحة الجناحية الثالثة	يؤدي الانقباض إلى ثني الأجنحة.
العضلة الرافعة الجناحية (٧٨)	ذراع الحلقة الصدرية الوسطى للناحية البطنية الداخلية Endosternum	تستدق النهاية البعيدة للرافعة الجناحية	ثني الجناح الأمامي

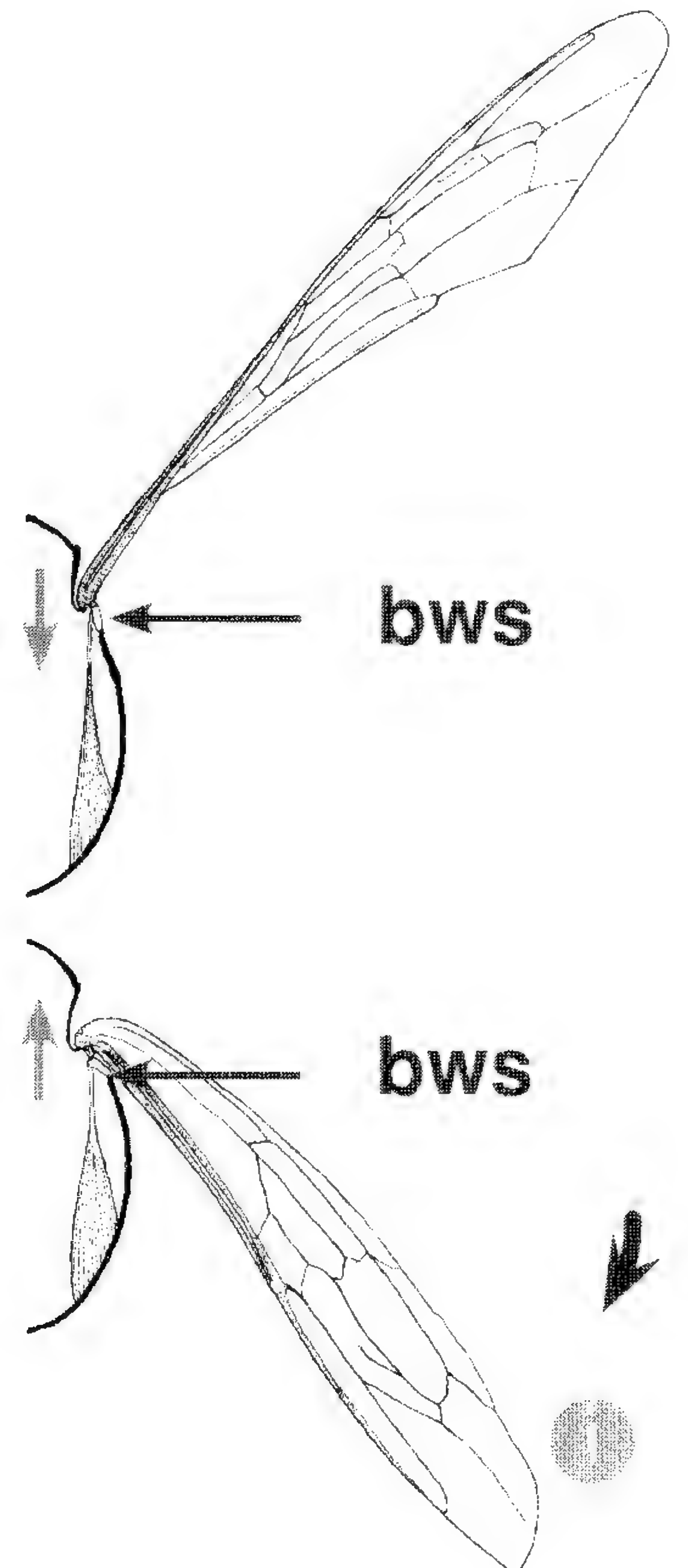
ملحوظة :الأرقام الموجودة بين قوسين تشير إلى بعض عضلات الطيران الموجودة في (الشكل رقم ١٨, ٧). وزوائدهم الداخلية. وتسبب العضلات الطولية في رفع الناحية الظهرية لصدر الحشرة، بينما توجه العضلات الظهرية البطنية الصدر لأسفل مرة أخرى ليعود لوضعه الطبيعي. ويلاحظ أن تعاقب انقباض هذه العضلات غير المباشرة يغير من شكل حلقات الصدر وبسبب تمفصل الصدر مع قاعدة الجناح وينتج عن ذلك تذبذب الجناح ورفرفته.



الشكل رقم (٧,١٦). قطاعات عرضية خلال الصدر لبيان عضلات الطيران الرئيسية خلال ضربات الجناح لأعلى (الشكلان العلويان)وخلال ضربات الجناح لأسفل (الشكلان السفليان).

(أ)عضلات الطيران الظهرية البطنية المباشرة وغير المباشرة. (ب) العضلات الظهرية البطنية والعضلات الطولية غير المباشرة. يلاحظ أن العضلات التي تظهر باللون الداكن تكون أثناء الانقباض، أما التي تظهر باللون الفاتح تكون أثناء الارتخاء والتمدد. ويلاحظ أيضا الأسهم الغليظة تبين اتجاه حركة الجناح أما الأسهم الرفيعة فتبين اتجاه حركة الصفيحة الظهرية للصدر (عن سنودجراس Snodgrass(٢٣)).

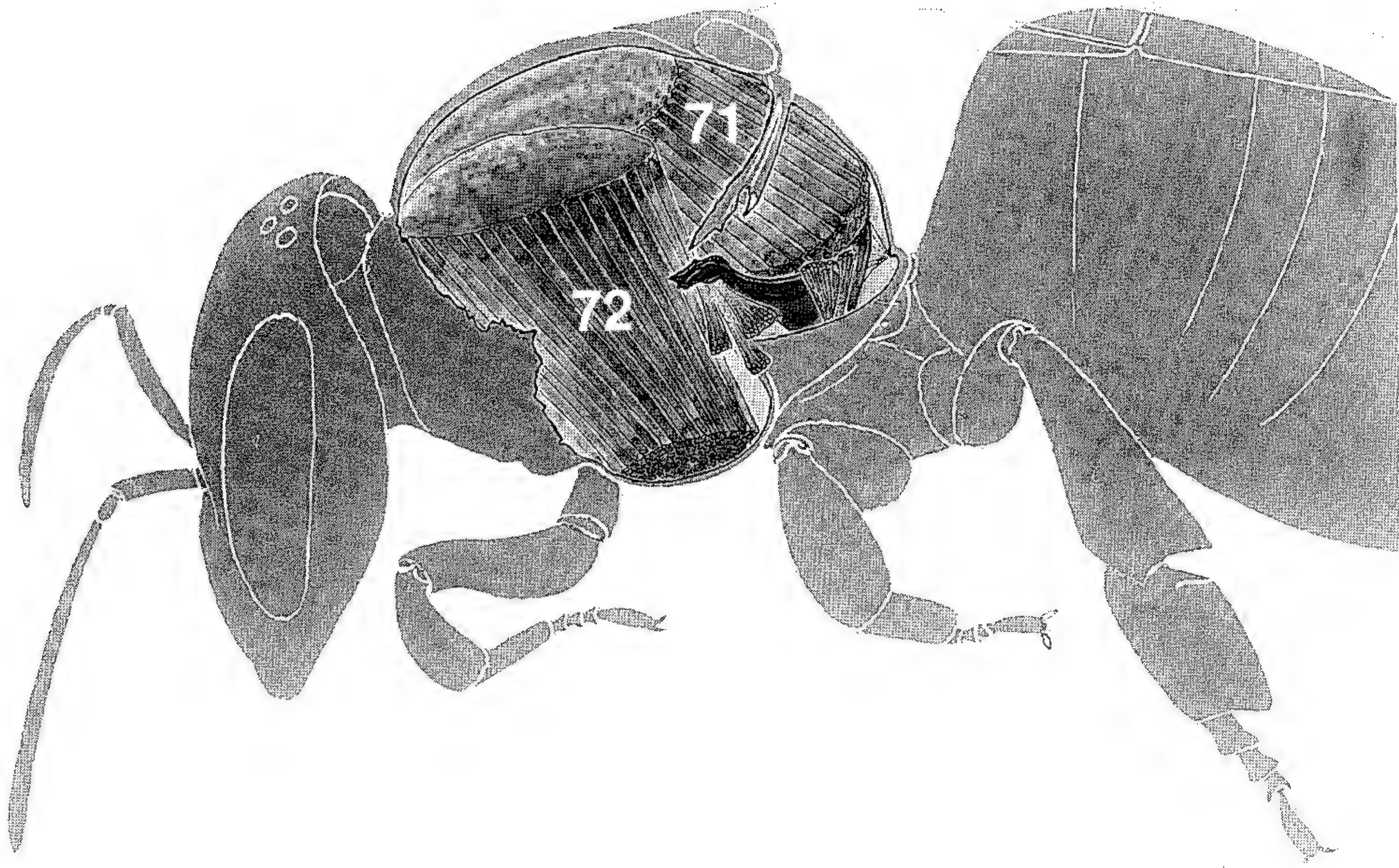


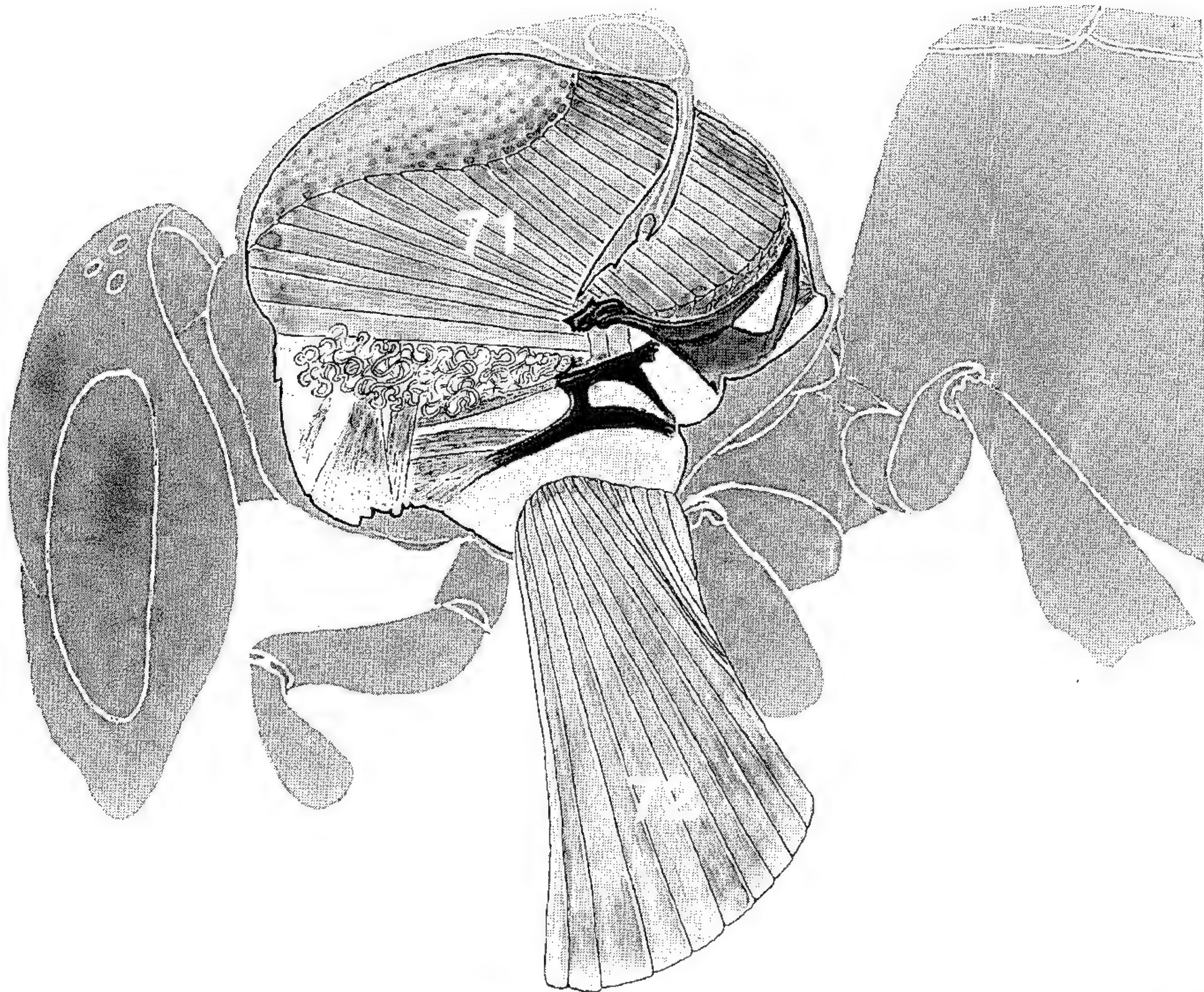


الشكل رقم (٧,١٧). أشكال تخطيطية تبين عضلات الطيران المباشرة وغير المباشرة في نحلة العسل

(أ) نشاط العضلة الجناحية القاعدية. هذه العضلة هي عضلة طيران مباشرة حيث ترتبط بصليبات الجناح الأبطية القاعدية (bws) والجذر البطني الجانبي للصدر (فوق الاسترنة)، ويوجد الجناح للأمام خلال اتجاهه لأسفل أثناء الرفرفة. الشكل التخطيطي العلوي يبين ارتفاع الجناح بفعل العضلات الرافعة غير المباشرة والتي لا ترى في هذا الشكل لتخفض الصفيحة الظهرية. أما الشكل التخطيطي السفلي فيبين خفض الجناح بفعل العضلات الخافضة غيرالمباشرة والتي لا ترى أيضا في هذا الشكل، وبالتالي توجه الجناح للأمام عن طريق العضلة الجناحية القاعدية. كما تبين الأسهم اتجاه حركة الصفيحة الظهرية والجناح.

(ب)قطاع عرضي خلال الصدر يبين العضلات الخافضة غير المباشرة المزدوجة (idm)، والعضلات الرافعة غير المباشرة (iem)، والعضلات الرافعة للجناح الظهرية البلورية (pem) (عن سنودجراس Snodgrass(٢٣)).

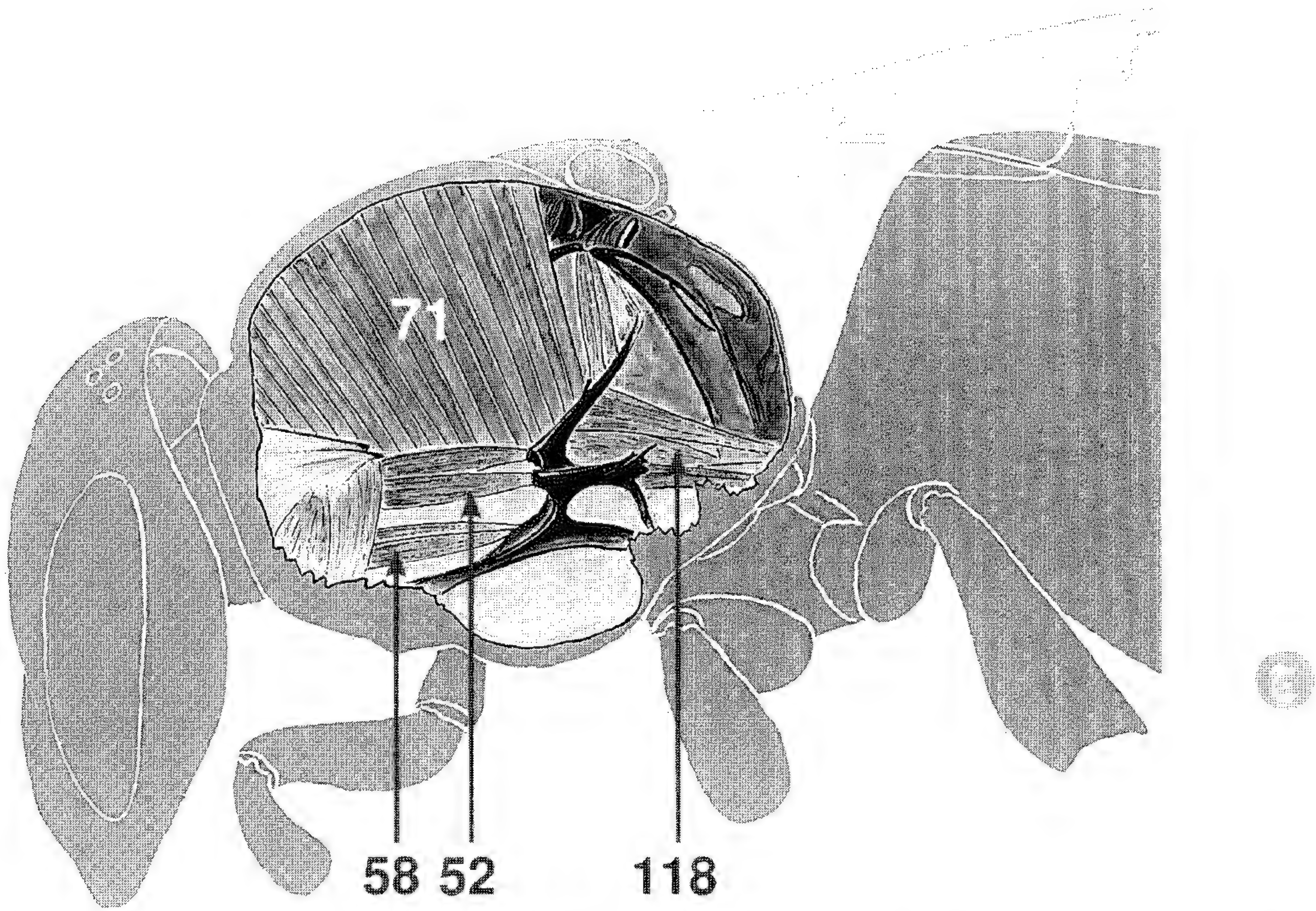




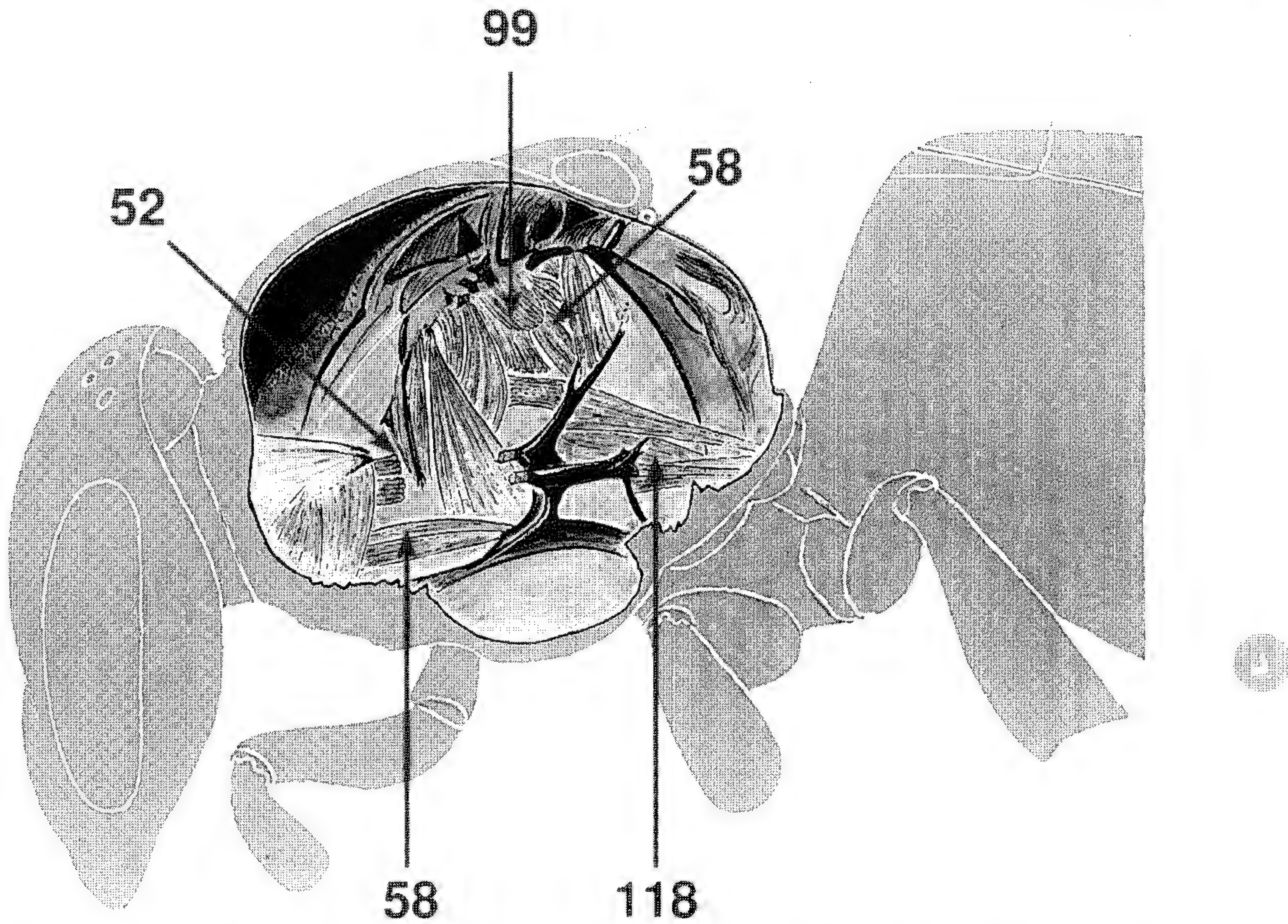
الشكل رقم (٧,١٨). أشكال تخطيطية لبعض التشريحات الخاصة بمنطقة الصدر في شغالة نحل العسل لإظهار بعض عضلات الطيران (المذكورة على الأشكال بالأرقام).

(أ) جدار الصدر من الناحية اليسرى وجزء من الصفيحة الظهرية قد أزيلا لتظهر عضلات الطيران غير المباشرة الرئيسية. رقم ٧١ هي العضلة الخافضة للجناح غير المباشرة اليسرى، أما رقم ٧٢ فهي العضلة الرافعة للجناح غير المباشرة اليسرى

(ب)العضلة الرافعة غير المباشرة اليسرى (VC) تتحرك لأسفل ليظهر ما تحتها من تراكيب. لاحظ الغدة اللعابية الصدرية



(جـ) أزيلت الغدة اللعابية الصدرية لتظهر العضلات البطنية بين الحلقية(٥٢)، (٥٨) في منطقة الصدر الأوسط ، (١١٨) في منطقة الصدر الخلفي. ترتبط هذه العضلات الصغيرة بالجدار الداخلي (من اليمين) للصدر. بعض هذه العضلات تتصل بالصدر وقاعدة الجناح والبعض الآخر يرتبط بالأرجل.



(د).عملية التشريح المتتالية لإظهار العضلات الصغيرة المتصلة بالجدار الداخلي (على اليمين) للصدر. ويتضمن ذلك الضغط على الصدر وقاعدة الجناح، وتتصل بعض هذه العضلات بالأرجل.
(أرقام العضلات مأخوذة عن سنودجراس Snodgrass(٢٣)).

تنغمس عضلات الطيران المباشرة Direct flight muscles على الصفائح والإمتدادات الداخلية للصدر من أحد النهايات، وتصل إلى صفائح البلورا والصفائح الجناحية في قاعدة الجناح من النهاية الأخرى، ولذلك فإن انقباض عضلات الطيران المباشرة لها تأثير مباشر على حركة الجناح. تسير عضلات الطيران غير المباشرة Indirect flight muscles الطولية بطول الصدر وتنغمس على الذراع الامامي والذراع الخلفي Phragma وتنغمس عضلات الطيران الظهرية البطنية غير المباشرة Dorsovental Indirect flight muscles على الصفائح الظهرية والبطنية.

دور عضلات الطيران المباشرة وغير المباشرة
The roles of direct and indirect flight muscles

يختلف الحجم النسبي وأهمية عضلات الطيران المباشرة وغير المباشرة باختلاف الحشرات، فمثلا في رتبة الرعاشات Order Odonata ينتج العضلات الظهرية البطنية غير المباشرة الكبيرة حركة الجناح لأعلى مع عضلات تحت الجناح وقاعدة الجناح الأولى المباشرة التي تجذب الأجنحة لأسفل خلال حركة الجناح لأسفل (شكل رقم ٧,١٧). في اليعسوب (الرعاش) تكون العضلات الظهرية مختزلة وقد تكون غائبة تماما.

في الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة Hymenoptera، تبدو العضلات غير المباشرة نامية بدرجة كبيرة على حساب العضلات المباشرة جدول ٧,٢، و(الشكلين رقمي ٧,١٧؛ ٧,١٨). ويؤكد شكل ومكان الصفائح الجناحية في الغشاء المرن للجدار الصدري أن الأجنحة تدور ذاتياً عندما تكون في الوضع المنخفض، وتنبطح عندما تكون في الوضع العالي. وفي نحل العسل، تعمل العضلات المباشرة كعضلات موجهة، حيث تضبط الحركات الدائرية والأخرى الدقيقة للجناح أثناء الرفرفة، وذلك من خلال تبديل الشكل الميكانيكي للجناح المتمفصل مع الصفائح والجاذب للصدر.

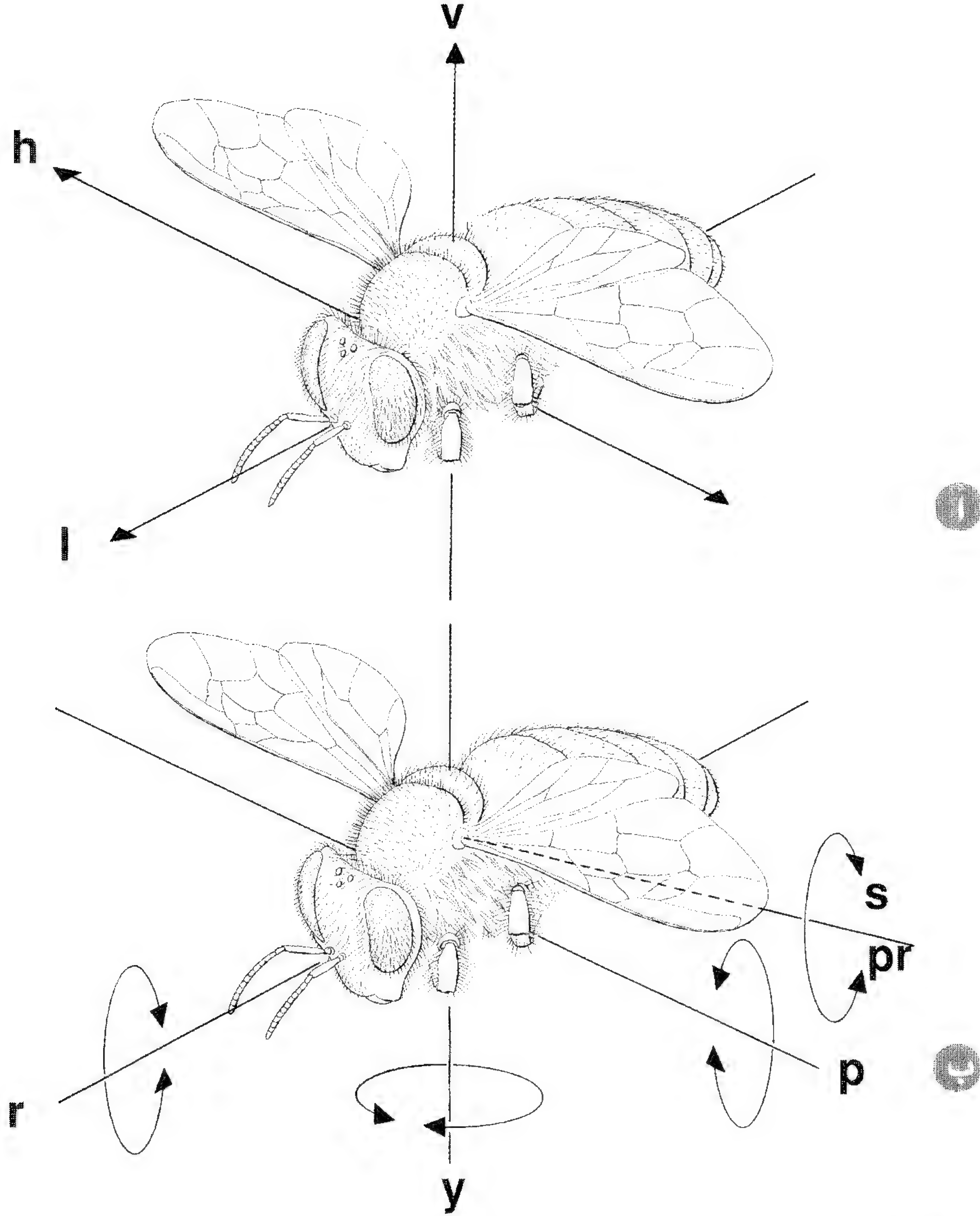
تنشيط عضلات الطيران
Activation the flight muscles

في الحشرات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة Diptera (الذباب الحقيقي) وتلك التابعة لرتبة غشائية الأجنحة Hymenoptera (النحل والزنابير)، يختلف تماما تنشيط وفسيولوجيا عضلات الطيران المباشرة وغير المباشرة. فعضلات الطيران المباشرة تتغذى عصبيا فرديا وتنقبض عند وصول السيال العصبي المناسب من الجهاز الحركي للطيران Flight motor system. ويتم تحديد معدل الانقباض والارتخاء الأقصى لهذه العضلات ذات المنشأ العصبي Neurogenic muscles بالزمن الذي يستغرقه منذ وصول السيال العصبي إلى بداية عمل العضلات. أما عضلات الطيران غير المباشرة الطولية والظهرية البطنية، فإنها تنشط بتمددها، وعندما يحدد حركتها فإنها تستمر في الانقباض وترتخي باستمرار إلى أن تتوقف بفعل الجهاز العصبي. وتنقبض مجاميع مضادة من العضلات ذات المنشأ العضلي Myogenic muscles بدون تنبيه تكميلي من الجهاز العصبي المركزي مسببة رفرفة أجنحة نحلة العسل بمعدل حوالي ١٨٠ذبذبة. وتجدر الإشارة أن العضلات ذات المنشأ العضلي تسمح بزيادة ترددات ضربات الجناح عن إمكانية حدوث ذلك بفعل الجهاز ذي المنشأ العصبي والذي يصل إلى حوالي ١٠٠ هيرتز وذلك بسبب التأخير الطبيعي في سلسلة التنشيط العصبية العضلية، مع ملاحظة أنه تم تسجيل ١٠٠٠هيرتز في الذباب صغير الحجم مثل البعوضة التي تحوي عضلات ذات منشأ عضلي.

بالطبع، تستعمل الأجنحة وعضلات الطيران أساسا، في الطيران ولكن لها استعمالات أخرى أيضا. فعندما تكون الأجنحة منطوية، فإن تنشيط عضلات الطيران غير المباشرة، ولو على مستوى أقل في معدل التذبذب عنه في حالة الطيران، ينتج عن ذلك ما يسمى بالرعشة Shivering، مع ظهور كثير من الطاقة على هيئة حرارة لرفع درجة حرارة الجسم مثل بداية عملية الطيران في الجو البارد. ويمكن أيضا استخدام الأجنحة في انبعاث فرمون ناسونوف، وعندما يحدث ذلك تنثني الأجنحة لأعلى ولأسفل خلال حركة الجناح الرأسية وتلتصق النحلة بالمادة التي تقف عليها. وهناك وظيفة أخرى للأجنحة وهي التهوية لحركة الهواء داخل الخلية، وفي هذه الحالة، يلاحظ أن ارتفاع تردد الضربة يكون قليلا ومحور الضربة يكون رأسيا وينزاح تجاه البطن. ويظهر من ذلك أنه يوجد ميكانيكية تشبه تعشيق التروس التي يمكن التحكم فيها بشد عضلات الطيران المباشرة التي تسهل هذه الأنشطة المختلفة.

الثبات والقدرة على المناورة
Stability and maneuverability

عندما تكون النحلة في الهواء يكون لها ثلاث درجات من حرية الرفع، حيث يكون لها حرية الحركة (الارتفاع) على طول محاورها المتعامد، للأمام

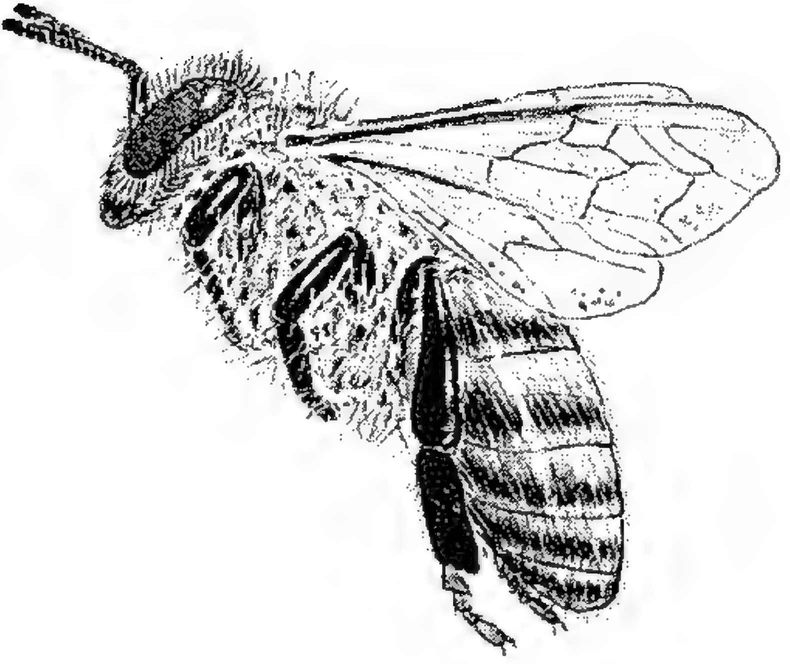


الشكل رقم (٧,١٩). شكل تخطيطي يبين (أ) محاور النحلة الثلاثة للحركة، (ب) الدوران حول هذه المحاور. لاحظ في (أ): حركة رأسية لأعلى ولأسفل: وحركة الرفع (V) ، طولية للأمام وللخلف (i)، وحركة أفقية وجانبية (h). كما يلاحظ أن الخط المنقط يبين المحور الذي حوله يمكن للجناح أن يدور مع عقارب الساعة (د) وضع عقارب الساعة.

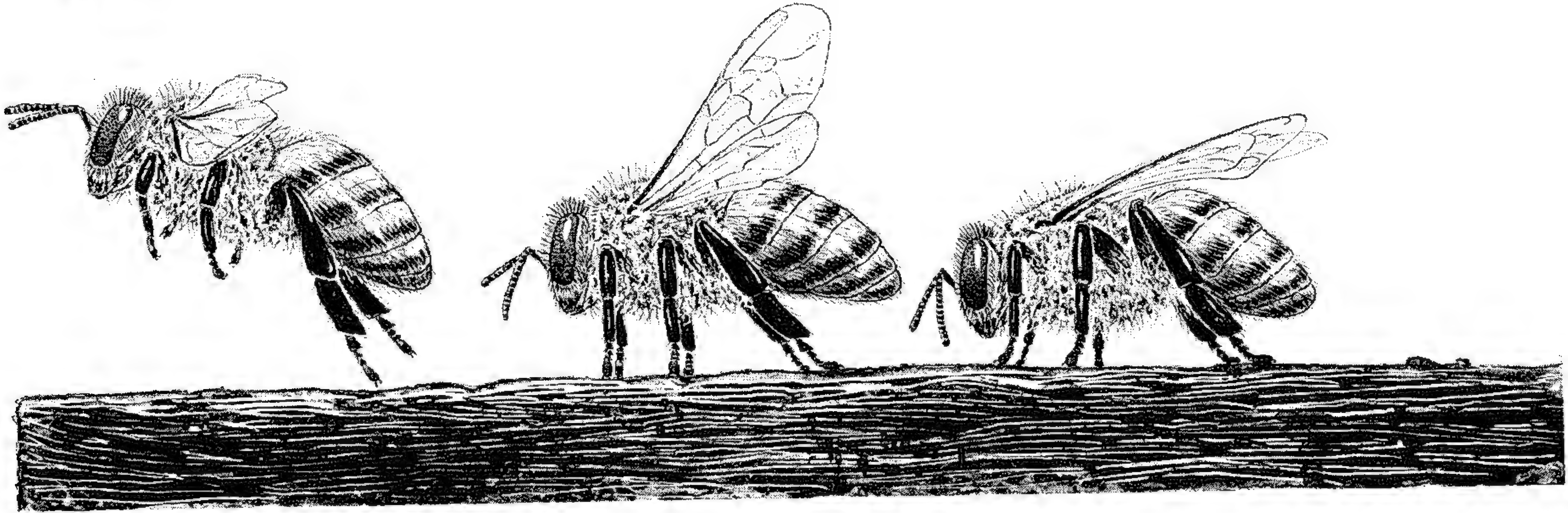
وللخلف على طول محورها الطولي؛ لأعلى ولأسفل في الوضع الراسي، واتجاهات الإجناب (الانزلاق الجانبي Side slip) في الوضع الأفقي. ويمكن للنحلة أيضا أن تدور حول هذه الثلاثة محاور؛ الدوران حول المحور الطولي، الانحدار والارتفاع Pitch في الوضع الراسي، والانحراف Yaw في الوضع الأفقي (الشكل رقم ٧,١٩).

عند إحداث ضربات بالجناح بزاوية متجهة أفقيا، فإن قوة الدفع Thrust forces على الجناح المتجه لأعلى ولأسفل تكون متساوية ولكن في اتجاهين متعاكسين، وبالتالي تكون محصلتهما صفراً. تولد الأجنحة قوة رفع بدون قوة دفع كلية بالرغم من أن هذه الأجنحة لاتزال تخفق Flapping، وهذه ما يطلق عليها اسم الرفرفة Hovering.

تستعمل الطائرة الهليكوبتر نفس الأساس لتخليق قوة الرفع بدون قوة دفع للأمام، حيث أن دورانها أثناء الطيران يكون للأمام وللخلف في آن واحد، وبالتالي فإن قوى الدفع في هذين الاتجاهين المتضادين يلغيا بعضهما وتصبح المحصلة صفراً. وفي حالة اتجاه الجناح لأعلى، يدور جناح الحشرة



الشكل رقم (٧,٢٠). الاستعداد للطيران في نحلة العسل والتحليق في الجو.



للخلف من خلال زاوية مقدارها ١٢٠ درجة ويخفق رأساً على عقب (من أعلى لأسفل). ويلاحظ أن أي سطح ينحدر في اتجاه تيار الهواء، يمكن أن يعمل كمتغير هوائي، وبالتالي يمكن لجناح الحشرة أن يؤدي وظيفته بدفع الجسم لأعلى.

إن الرفرفة في النحل لها أهميتها لأن التزاوج يتم أثناء الطيران. وعادة ترفرف عند مشاهدة الأزهار. ولكن النحل غير قادر، في الحقيقة، على الرفرفة بدون حركة في الهواء كما هو الحال في فراشة الصقر Hawk moth. فمثلا، ترفرف هذه الفراشة أمام الزهرة بينما تغمس لسانها القابل للإمتداد في تويج الزهرة لتصل إلى الرحيق الذي تتغذى عليه. ويلاحظ أنه يوجد حركات جناح مشابهة لتلك التي تحدث في الرفرفة وهذه الحركات الجناحية ضرورية للتحكم في الشروع في الطيران والهبوط (الشكلين رقمي ٧,٢٠؛ ٧,٢١ أ، ب).

إن ضربات الجناح يمكن أن تختلف، كما يحدث في حركة الحشرة للخلف، فإذا كانت حركة الزوجين من الأجنحة المتتابعة مختلفة قليلا في التزامن، فإن ذلك قد ينتج عنه ظهور قوى مباشرة مختلفة وغير متساوية عبر جسم الحشرة تسمح بحركة الدوران. ويكون للجناح زاوية ميل عند الحركة أعلى ما يمكن على المحور الخارجي الجانبي للجسم عند الدوران بنفس القاعدة الذي يبعد بها قارب من الجانب الذي يتحرك فيه المجداف بأسرع ما يمكن أو بأعلى معدل ضربات.

يمكن للنحلة أن تبدأ في اللف بزيادة زاوية النوبة الخاصة بزوج واحد من الأجنحة وينتج عن اللف المقرون بالانحراف دوران منحدر. وطالما أن قوة الرفع تتناسب مباشرة مع زاوية النوبة، فإن هذا التغير سوف يزيد من قوة الرفع جانب واحد بالنسبة

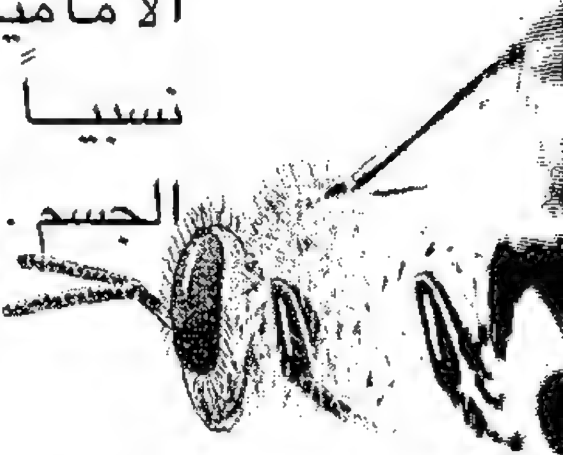
للجانب الآخر ويسبب ذلك دوران الجسم.

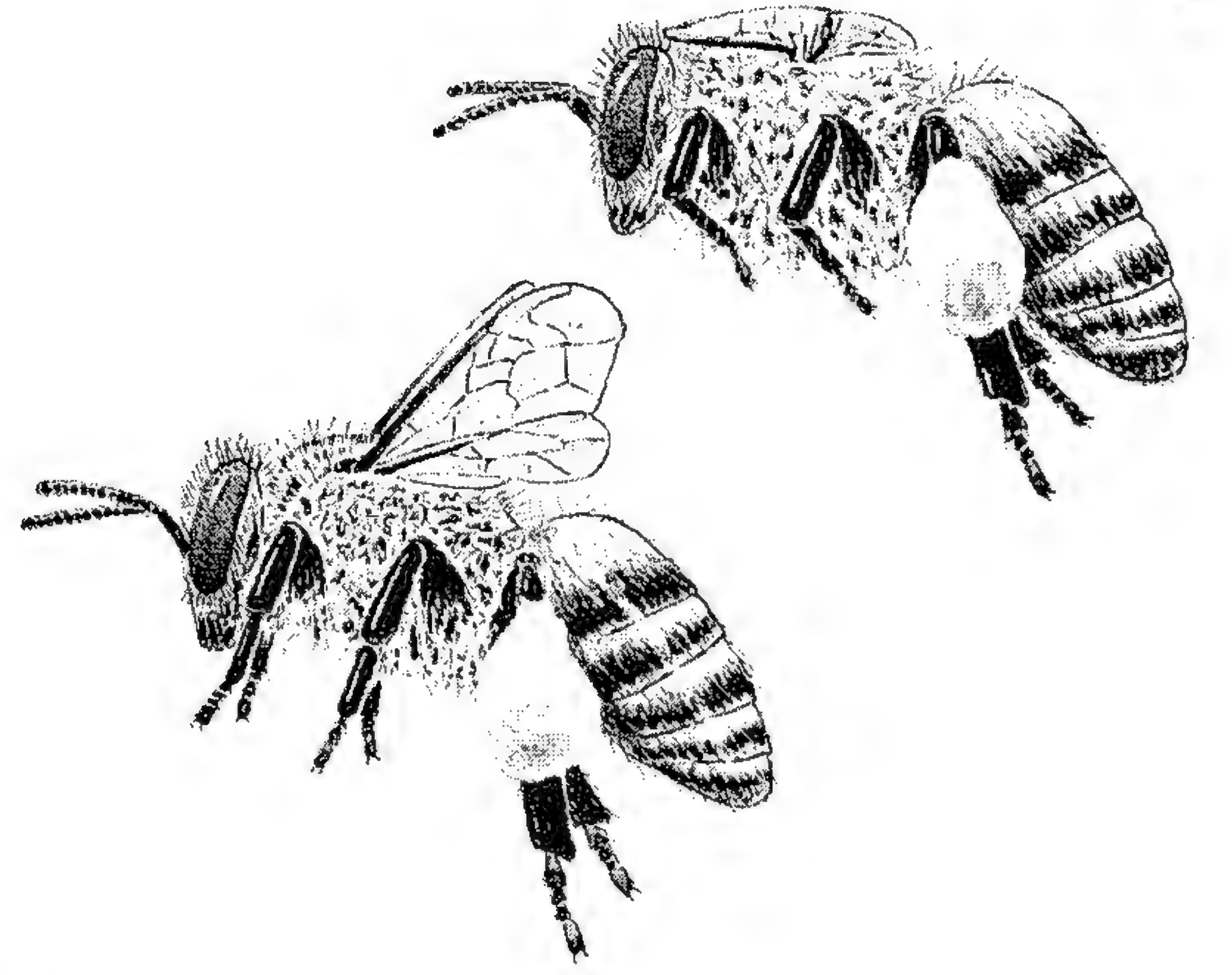
يتحقق دوران الجسم بحيث تتحرك مقدمته لأعلى ولأسفل حول مركز الكتلة بتحرك الرفرفة الكلية للجناح للأمام وللخلف بالنسبة لمركز جاذبية الحشرة. ومن الواضح أنه للحصول على حركة تأثيرية نتيجة الطيران، يحتاج الأمر إلى وجود درجة عالية من التحكم والتنسيق العضلي اللذان يحتاجان لمجموعة من الأجهزة الحسية ذات الاستجابات المتناسبة (انظر ما بعده).

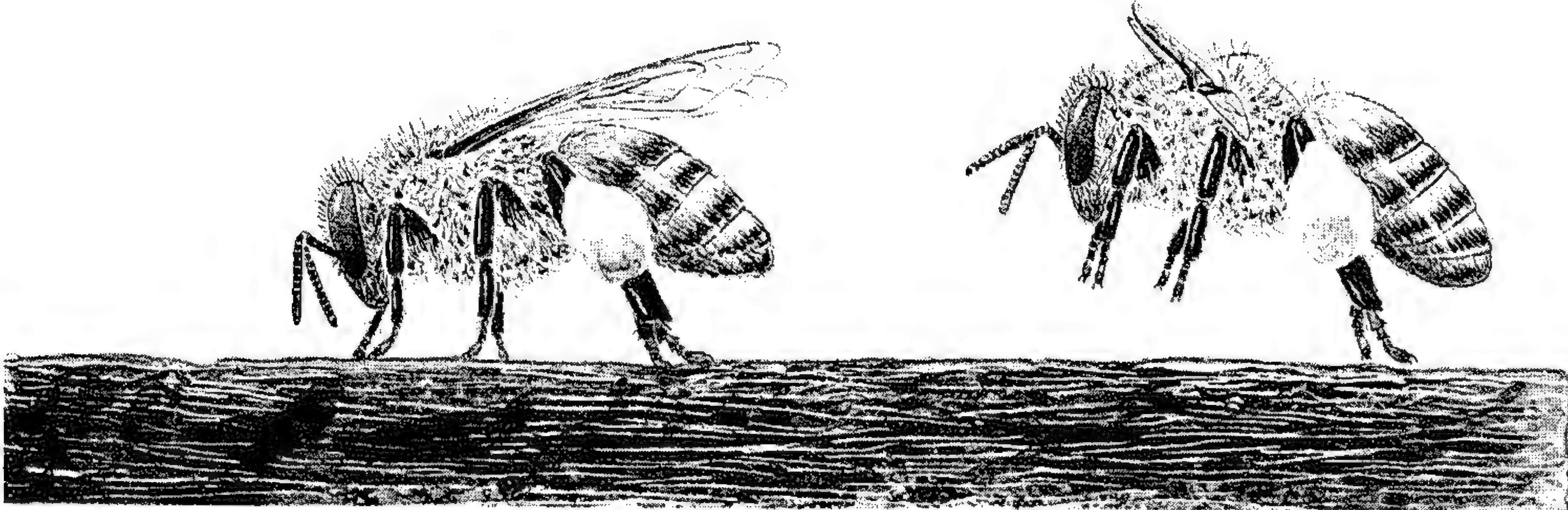
وبصرف النظر عن الأجنحة، يلعب جسم الحشرة دوراً في الديناميكية الهوائية للطيران. ويمكن للزاوية التي يصنعها الجسم مع المستوى الأفقي أن تتغير بتغير أشكال ونماذج الطيران. فعند الانحدار في الأفق عند الطيران المستقيم، فإن الجسم يسلك سلوكا يشبه حركة السيف في الهواء، ويمكن أن يساهم في إنتاج قوة تصل إلى حوالي ١٠٪ من القوة الكلية للرفع. وعندما تأخذ الحشرة وضع الهبوط، توجد البطن في وضع رأسي وتزيد من قوة السحب وتخفض من السرعة الأمامية لجسمها. في هذا الوضع، يتدلى البطن الثقيل نسبياً ويتأرجح مثل البندول مساعداً على ثبات الجسم. في الحشرات الأكبر حجماً، مثل النحلة يؤدي التأثير البندولي إلى انخفاض قدرة الحشرة على التسارع والخروج من حالة الرفرفة سريعاً. ويمكن ملاحظة القدرة على الرفرفة المضبوطة بعمل حركات من أعلى إلى أسفل جانبية سريعة وصولا إلى معدلات الرفرفة المطلوبة كما في حالة الذباب الحوام Hover flies، حيث يكون جسم الحشرة النحيف أفقيا أثناء الرفرفة. أما الأرجل فتكون في وضع مخالف، وهذا أيضا له أهميته، حيث أنه من الناحية النموذجية تنثني الأرجل قبالة الصدر والبطن بسرعة بعد البدء في الطيران وأثناء الطيران أيضا (الشكلين رقم ٧,٢٠؛ ٧,٢١). وقد تنخفض الأرجل قبيل الهبوط لزيادة قوة السحب لتساعد على كبح السرعة قبيل ملامسة الأرض.

قد تساعد التأثيرات غير الثابتة أيضا في تفهم لماذا تكون الحشرات قادرة على المناورة أثناء الطيران. إن التغيرات الطفيفة جدا في توقيت عناصر ومكونات دورة رفرفة الجناح وطريقة دوران الأجنحة، مثلا، يمكن أن تبدل وتغير جوهرياً كل من مقدار واتجاه القوى الناتجة. وقد وجد في الذباب الحوام أن تغير مقداره ٨٪ من زمن دوران حافة الجناح، بالنسبة لزمن الرفرفة، تزيد من كمية قوة الرفع المتولدة بمقدار ٦٧٪ [١٣]. بالإضافة إلى ما سبق، فإن مواضع خطوط المرونة المختلفة في الجناح نفسه والمتسببة عن وجود الشعيرات أو العروق في الحشرات ذات الأربعة أجنحة مثل النحل، وكذلك الارتباط بين زوجي الأجنحة الأمامي والخلفي يمكن أن يكون لها أهمية كبيرة لأنها قد تشكل محاور دوران الجناح [٢٧]. وقد يكون للعلامة الجناحية









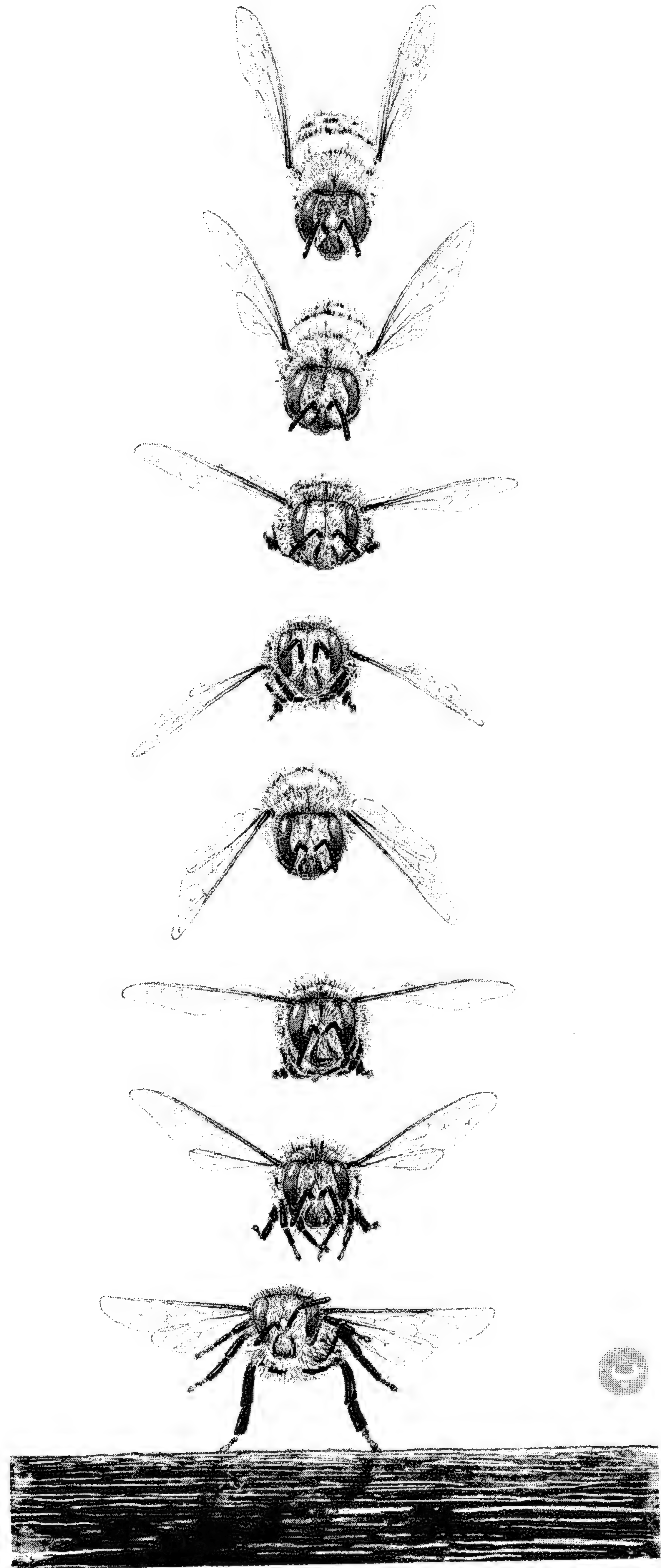
Pterostigma (الشكل رقم ٧,٨) أو للبقعة السميكة الداكنة في مقدمة الجناح الأمامي للنحلة أهمية في هذا المجال لأنها تقوي الحافة الأمامية وتقلل الرفرفة وتشجع حدوث وظهور الدوامة التي تولد عمليات الدوران بين خطوط المرونة والحافة الخلفية [٢٨].

سابعاً : التنظيم الحسي لسلوك الطيران Sensory regulation of flight behavior

من الواضح أن الشروع في الطيران وأثناء الطيران الموجة والمتحكم فيه والهبوط مرة أخرى في المكان المناسب، كلما عمليات يجب أن يختص بها تدخلات حسية، وبالتبعية يتم تتابع هذه العمليات بحدوث تعديلات في النشاط العضلي. وتصمم طائرة الركاب ذات الأجنحة الثابتة بحيث يكون لها درجة عالية من الثبات أثناء الطيران، مع إمكانية حدوث تغيرات في القوى ذاتياً لتعوض أي اختلافات طارئة، وبالتالي تحافظ على حالة الثبات أثناء طيران الطائرة. كما يلزم تحكم فعال ومبدئي أثناء الهبوط والشروع في الطيران وأثناء حدوث أي تغيرات. وللحصول على أعلى درجة من القدرة على المناورة، كما هو الحال في الطائرة المقاتلة combat aircraft، يجب وجود أجهزة طيران متطورة إلكترونية ومعقدة لتحافظ على الثبات الديناميكي على الحواف غير الثابتة أثناء المناورات في الهواء والدوران في عدة اتجاهات. وتتجه الحشرات إلى نفس الحالة السابقة؛ فطيران الحشرة على الحافة غير الثابتة مع وجود نشاط حسي وحركي يعدل ويضبط مخارج الطيران المحركة. وتقوم الحشرة بضبط وضع الجسم والحركة من خلال أعضاء حس يطلق عليها أعضاء الحس الذاتية Proprioceptors ومن المعلومات عن البيئة والأجسام المتحركة فيها. ويتم ذلك أساسا بواسطة أعضاء الرؤية.

تقدم المعلومات الواردة من الجهاز الحسي عن طريق الجهاز العصبي، حيث يعتبر المخ والعقد العصبية الموجودة في الصدر المجنح ذوي أهمية أساسية في عملية الطيران.

للرؤية أهمية عظيمة في سلوك الطيران كما يتضح مثلا من الحقيقة التي تبين أن ٨٠٪ من حجم المخ في حشرة اليعسوب (الرعاش) يتكون من مساحات مرتبطة أساسا بالمعلومات البصرية. وللعيون المركبة مجال رؤية واسع وشامل (الفصل



الشكل رقم (٧,٢١). (أ) الاستعداد للهبوط والحط على الأرض لشغالة نحل العسل (منظر جانبي) (ب) تتابع عمليات هبوط شغالة نحل العسل عند عودتها إلى خليتها. لاحظ أن الأرجل تمتد للأمام عندما تكون النحلة قريبة جدا من مكان الهبوط، وتتم بداية التلامس بواسطة الأرجل الخلفية.

الثاني)، وغالباً ما يمتد لأعلى وأسفل وخلف الحشرة. أثناء الطيران، تبدو البيئة المرئية متحركة أمام العيون، وهذا هو التدفق البصري Optical flow الذي ترصده الحشرة. ويتم تسهيل عملية النقل السريع للحركة عن طريق الممرات العصبية بين المخ والعقد العصبية الصدرية [٢٩]، [٣٠]. ويسهل التردد العالي لومضات العيون المركبة في الحشرة على التحليل المؤقت للمعينات البصرية اللازمة أثناء الطيران.

من الدراسات الجيدة الخاصة بالتحكم في الثبات البصري، دراسة الاستجابة البصرية المحركة Optomotor response عندما تنخفض الاستجابات التعويضية compensatory responses أثناء الطيران بعد تحرك المجال البصري. مثل هذه الاستجابات للحركة حول الحشرة التي تحدث في نفس الاتجاه تم الالتفات إليها بعد الاستجابة التي سبق دراستها في الذباب [٣١]، [٣٢]، [٣٣] والجراد [٣٤]. ويمكن أن تحدث هذه الاستجابات عن طريق ضبط تردد رفرفة الجناح في جانب واحد أو الزاوية الجناحية. ويلاحظ أن الاستجابات البصرية المحركة للتغيرات في التدفق البصري لأعلى Translational visual flow (مثل الإسراع أو الإبطاء الواضح للبيئة المرئية التي تمر تحت الحشرة أثناء الطيران)، وعادة ما يؤدي ذلك إلى حدوث استجابة حسية عكسية، حيث تبطئ الحشرة أو تسرع من طيرانها للمحافظة على معدل تدفق ثابت. ويمكن توظيف في هذه الحالة معدل ضربات الجناح بالزيادة أو النقصان [٣٥]. وتجدر الإشارة إلى أن الاستجابات التعويضية للأشياء البصرية المتحركة لأعلى تسمح للحشرات بالمحافظة على ارتفاع ثابت أثناء الطيران، كما تعوض أي تغيرات في سرعة الرياح. وبالمحافظة على سرعة أرضية ثابتة، يمكن لنحل العسل أن يقيس مسافة طيرانه أثناء رحلات السروح التي يقوم بها [٣٦]، [٣٧]، [٣٨]. ومع ذلك فإنه ليس كل الاضطرابات الرأسية تبدو على طول خط الطيران للحشرة، حيث وجد أن الحشرات تستغل المعلومات المتدفقة من مجال الرؤية لتعويض اندفاع الهواء المتعامد على جسمها أثناء الطيران [٣٩]. وهذه المعلومات سوف تناقش فيما بعد في القسم الخاص بطيران السروح.

وقد قامت الباحثة قودمان Goodman ومساعدوها بتعريف عدد من الخلايا العصبية المسئولة عن الاتجاه وتوسيع المجال والحساسية الحركية، و تنزل هذه الخلايا إلى المخ وعقدة تحت المريء في نحلة العسل [٤٠]-[٤٥]. وقد تم تعريف الخلايا العصبية التي يتم تحفيزها بواسطة إما العيون المركبة أو العوينات البسيطة لتتبع الحركات الرأسية والأفقية والمائلة، كما تم رسم خرائط لها [٤٦]. وللحشرات القدرة على المعالجة العصبية لتصبح قادرة على الفصل بين كل من الحركة الرأسية والحركة الدائرية في المجال البصري، فمثلا، ذكر النحل قادر على التعرف على الملكة أثناء طيرانه وتتبعه لها أثناء طيرانها قبالة الخلفية المتحركة بوضوح ودائما ما يضبط نفسه ليتوافق مع طيران الملكة. ولعمل ذلك، يستعمل النحل طريقة اقتفاء الأثر المستمر Continuous tracking method حيث يتم ضبط المخارج البصرية المتحركة خلال عملية اقتفاء الأثر [٤٧].

للعوينات البسيطة أيضا دورا تلعبه في الثبات أثناء الطيران، ويعتقد أنها توظف كأدوات إحساس بالانحدار والدوران خلال الإحساس بالأفق [٤٨]، [٤٩]، [٥٠].

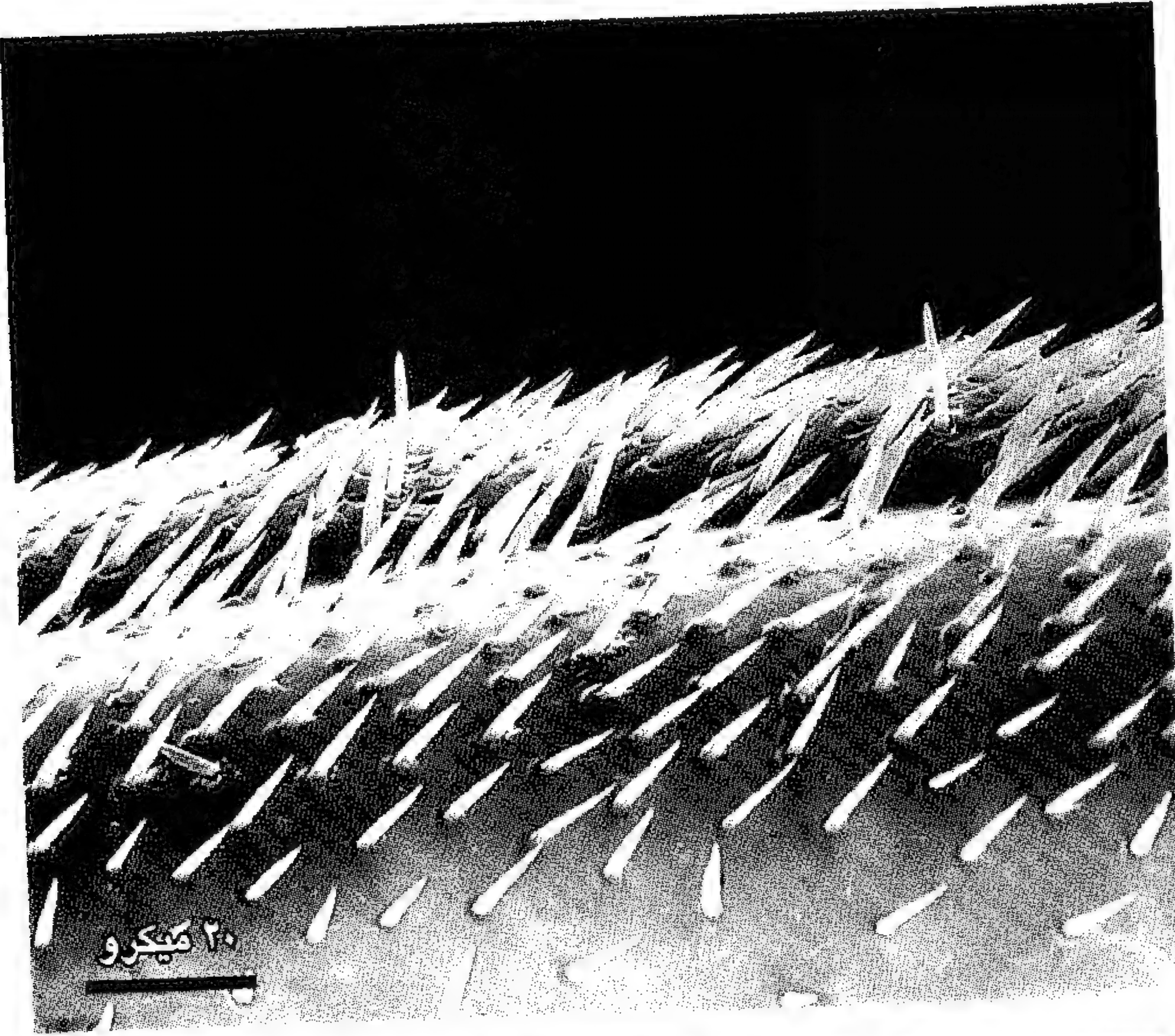
وكما هو موضح في الفصل الأول، فإن وضع قرون الاستشعار على علبة الرأس مناسباً حيث أنها مجهزة كجهاز استقبال للتيار الهوائي، وبالتالي سرعة الهواء بالنسبة للحشرة. أثناء الطيران تمتد قرون الاستشعار للأمام. وفي الأنواع التي تم دراستها، يلاحظ أن المستقبلات الميكانيكية في عضو جونسون Gohnson،s organ انظر (الشكل رقم ١,٢١) تستجيب لدرجة انحناء قرن الاستشعار التي يسببها الهواء المتدفق فوق الرأس خلال الطيران [٥١]، [٥٢]. و على الأقل في الجراد، يمكن رؤية استجابة قرون الاستشعار تستجيب لسيالات قوة الدفع التي تنتج بواسطة ضربات الأجنحة. و تعتبر هذه المعلومات تغذية استرجاعية لجهاز الطيران الحركي [٥٣]، وقد يساعد ذلك في تنظيم تردد ضربات الجناح في جهاز الطيران الحركي من أصل عصبي في الجراد، وبالتالي فإن قرون الاستشعار توظف كأجهزة إحساس بسرعة الهواء بينما تقوم العيون المركبة برصد السرعة الأرضية.

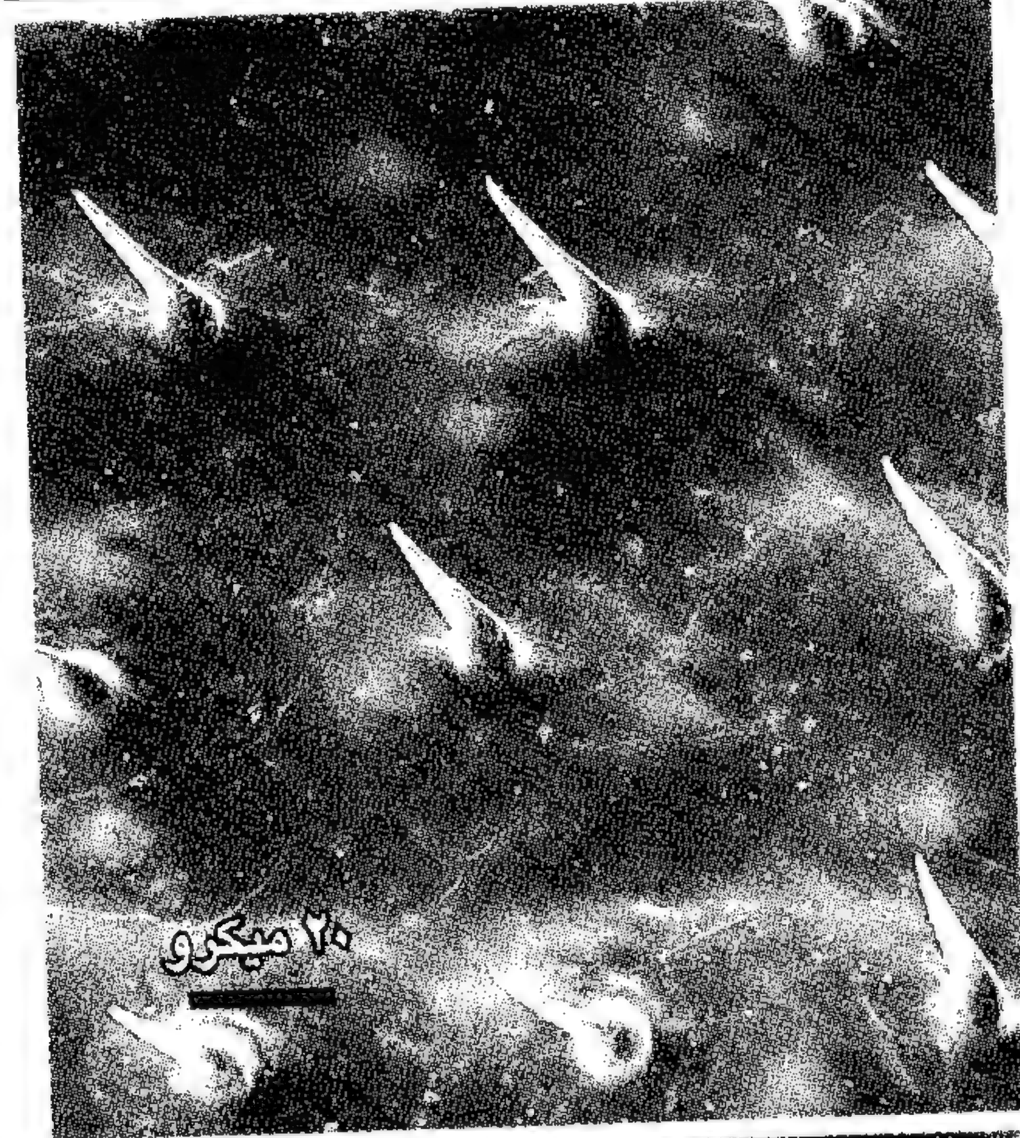
هذا، وقد تم دراسة الصفائح الشعيرية Hair plates الموجودة على الرأس نفسها في الجراد [٥٤]، وقد ظهر أنها تستجيب لتدفق الهواء، كما أنها تحوي خلايا عصبية تمر خلال المخ إلى كل من العقدة العصبية تحت المريء والعقد الصدرية [٥٥]. وقد وجد في الجراد أن التنبيه غير المتماثل لهذه الصفائح الشعيرية من الرياح المتعامدة المنبهة (الرياح التي

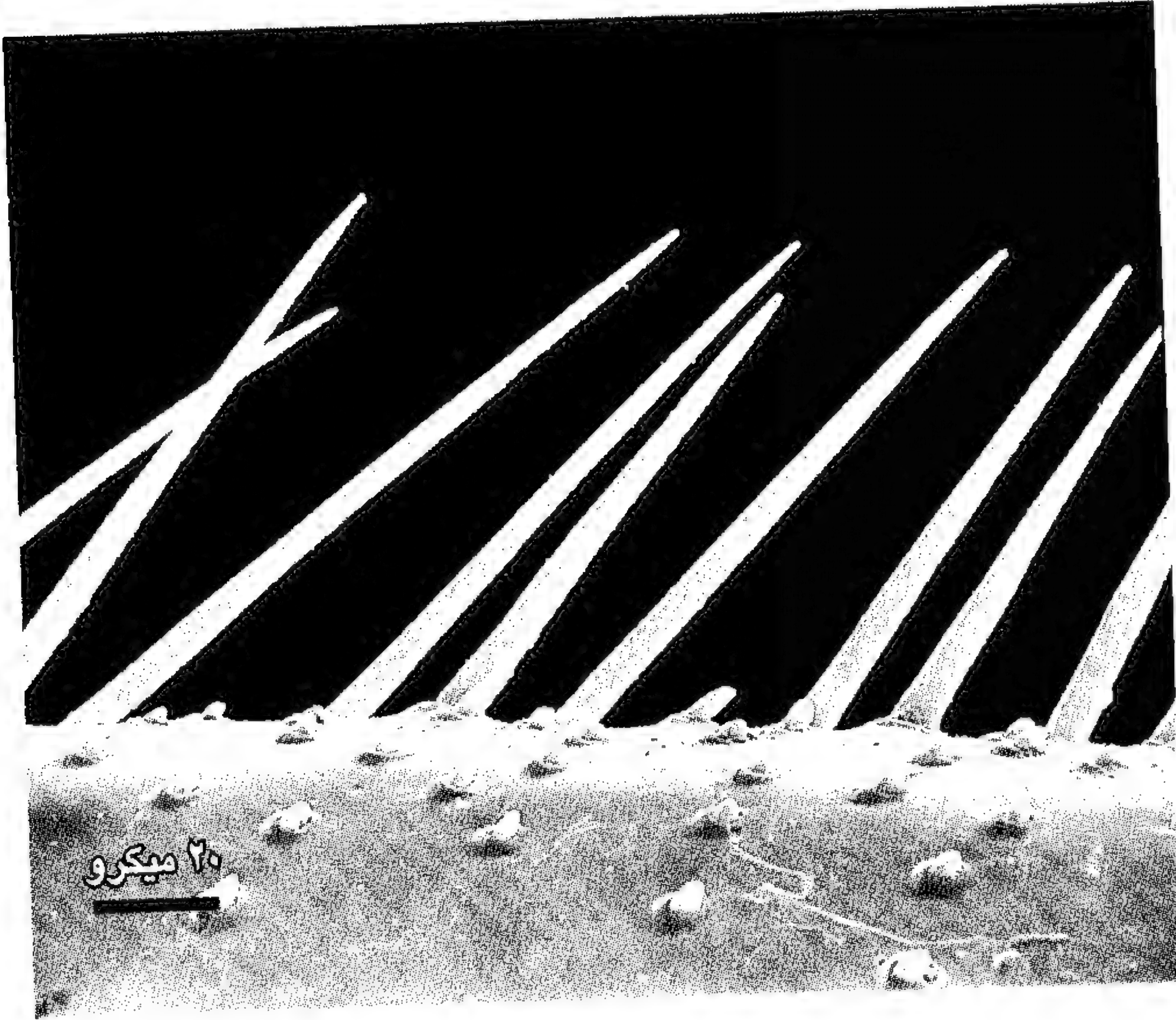
تهب علـى زاوية قائمة من خط طيران الحشرة) يحدث تغـيرات في شكل البطن والأرجل الخلفية [٥٦]. تغطي علبـة رأس نحلة العسـل شعـيرات، ولكنـه من غير الواضـح مـا إذا كان أي منها له وظيفـة رصد تدفق الهواء.

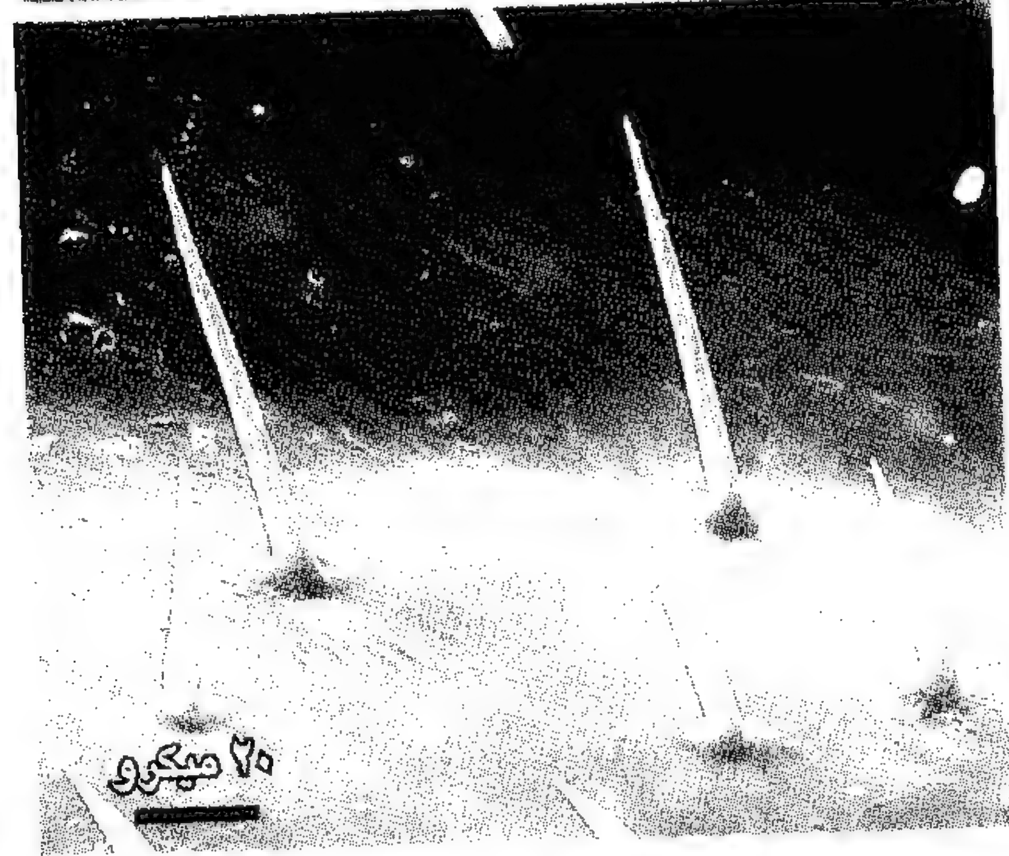
للصفائـح الشعيرية على باقي أجـزاء الجسم وعلى الأجنحـة، أهميـة في رصد وضع أحـد أجزاء الجسم بالنسبة للآخر، وبالنسبة للتدفق الهوائي على الترتيب. يلاحـظ أن الصفائح الشعيرية الموجودة في رقبة نحلة العسـل (انظر الفصل الرابع)، والتي تعمل كمستقبلات للجاذبيـة الأرضية في النحـل الموجود على الأرض، قد توظف أيضا في رصد توجيه الرأس بالنسبة للصدر









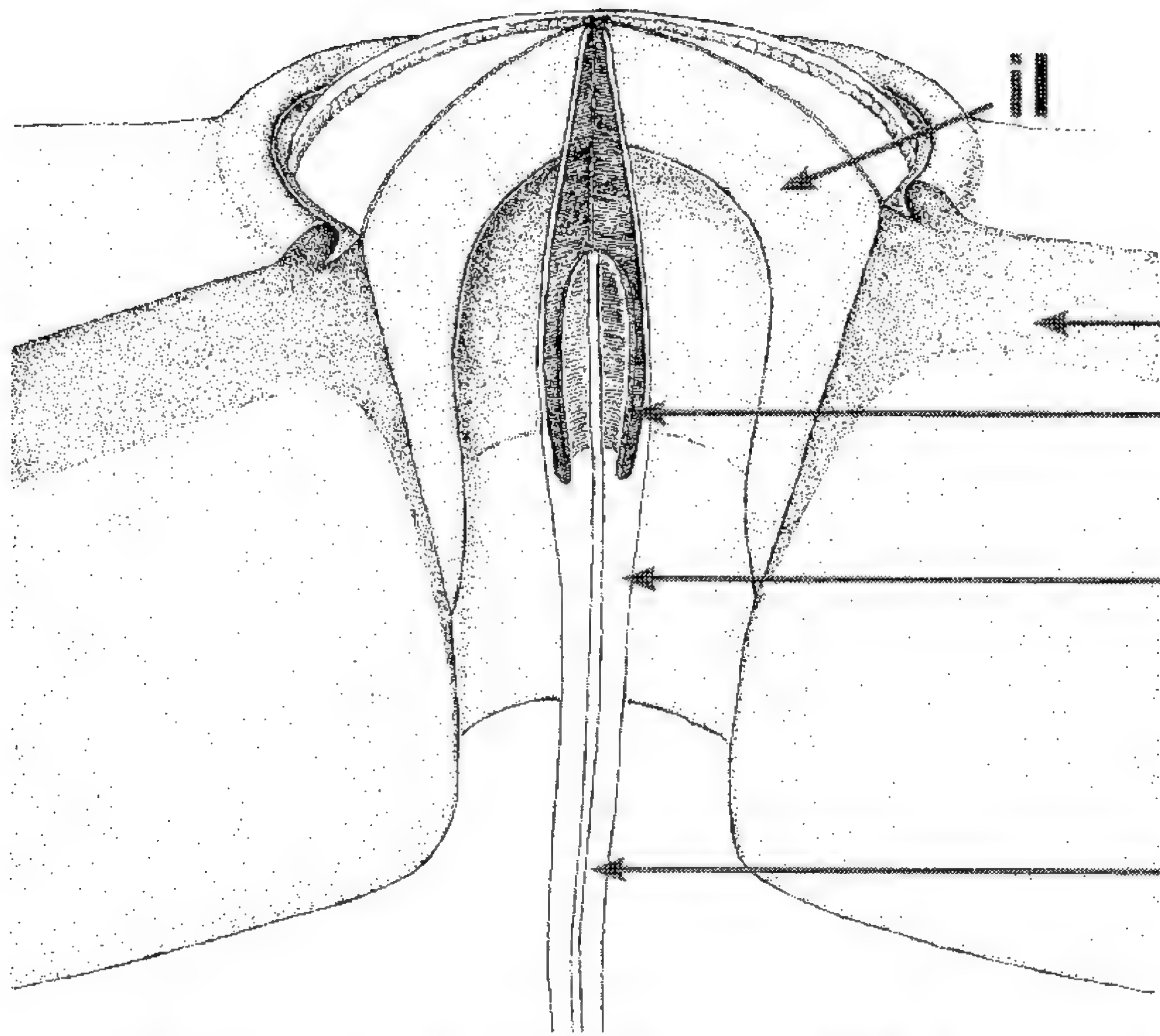


الشكل رقم (٧,٢٢). صور فوتوغرافية تبين أنواع مختلفة من الشعيرات الحسية على أجنحة شغالة نحل العسل. (أ)صفيحة شعيرية على السطح البطني للجناح الأمامي قريبة جدا من قاعدته. لاحظ الأشواك الشعيرية الجسمية (bhb). (ب)شعيرات على السطح البطني للجناح الأمامي بالقرب من طرفه. (جـ)شعيرات من المنطقة الوسطى للسطح البطني للجناح الأمامي. (د) شعيرات من السطح البطني للحافة الأمامية للجناح الأمامي. (هـ) شعيرات من السطح البطني للحافة الأمامية للجناح الخلفي بالقرب من آلة شبك الأجنحة.

خلال الطيران. إن هذه الصفائح تؤدي نفس الوظيفة في الذباب أيضا [٥٧]. وقد وجد انه خلال الدوران الانعراجي في الجراد [٥٨]،[٥٩] يتحرك الرأس أولا، يليه الصدر الذي يتم عن طريق تعاقب تصالب الجسم بحركات الأجنحة المناسبة. وتوجد الشعيرات على أجنحة نحلة العسل (الشكل رقم ٧,٢٢)، ومن المحتمل أن تكون مرتبطة برصد تدفق الهواء فوق الأجنحة.

توجد مستقبلات المرونة Chordotonal organs or stretch receptors في أجسام الحشرات ممتدة بين الأجزاء المختلفة لجدار الجسم وفي قاعدة الجناح. وفي الحالة النموذجية، تشكل هذه المستقبلات او الاعضاء مجموعة صغيرة من الخلايا الحسية المستطيلة على هيئة جدائل أو الواح، حيث تقوم برصد المسافة بين نقطتي اتصالهما، وفي بعض الحالات، كما في أعضاء الحس الطبلية Tympanal organs، تقوم برصد الاهتزازات، وبالتالي فهي تختص بالاستقبال الصوتي [٦٠] Sound reception. ويعتقد انه يوجد ما بين ٥٠ -٦٢ عضو استقبال خاصين بالمرونة في قاعدة الجناح الأمامي لنحلة العسل [٦١].

توجد أعضاء حس اخرى في جدار جسم الحشرة هي أعضاء الحس ذات القبوة Campaniform sensillae (الشكل رقم ٧,٢٣) والتي تقوم برصد إنحناء والتواء الجليد. وتوجد اعضاء الحس ذات القبوة على السطح البطني لقاعدة الجناح ملاصقة لحافته الامامية (الشكل رقم ٧,٢٤). تظهر أعضاء الحس ذات القبوة على هيئة ارتفاعات تشبه الجرس أو القبة، وكل عضو يقع في تجويف في الجليد. ومن الناحية النموذجية، يتم ترتيبهم بالمحور الطويل لشكلهم البيضاوي مع التوجيه الشائع في مكان تواجدهم في الجرادة، يحدث اتصال مباشر عصبي بين أعضاء الحس هذه والعقد العصبية الصدرية [٦٢]. و ربما ترصد الذبابة التواء ودرجة التحدب خلال دوران وارتفاع الجناح [٦٣]، [٦٤]، [٦٥]. وتوجد أعضاء الحس ذات القبوة باعداد كبيرة على جناح النحلة (الشكل رقم ٧,٢٤) وترتب في مجاميع على كل من السطح العلوي والسفلي لكل من الجناح الامامي والخلفي [٢٥]، [٦١].



الشكل رقم (٧,٢٣). عضو حس ذو قبوة. لاحظ وجود الجليد (C) الصفيحة الداخلية (il)، الارتباط الجليدي مع الخلية الحسية (CC)، الخلية الحسية (SC)، التفرعات الشجيرية العصبية (d).

ثامناً : طيران السروح
Foraging flights

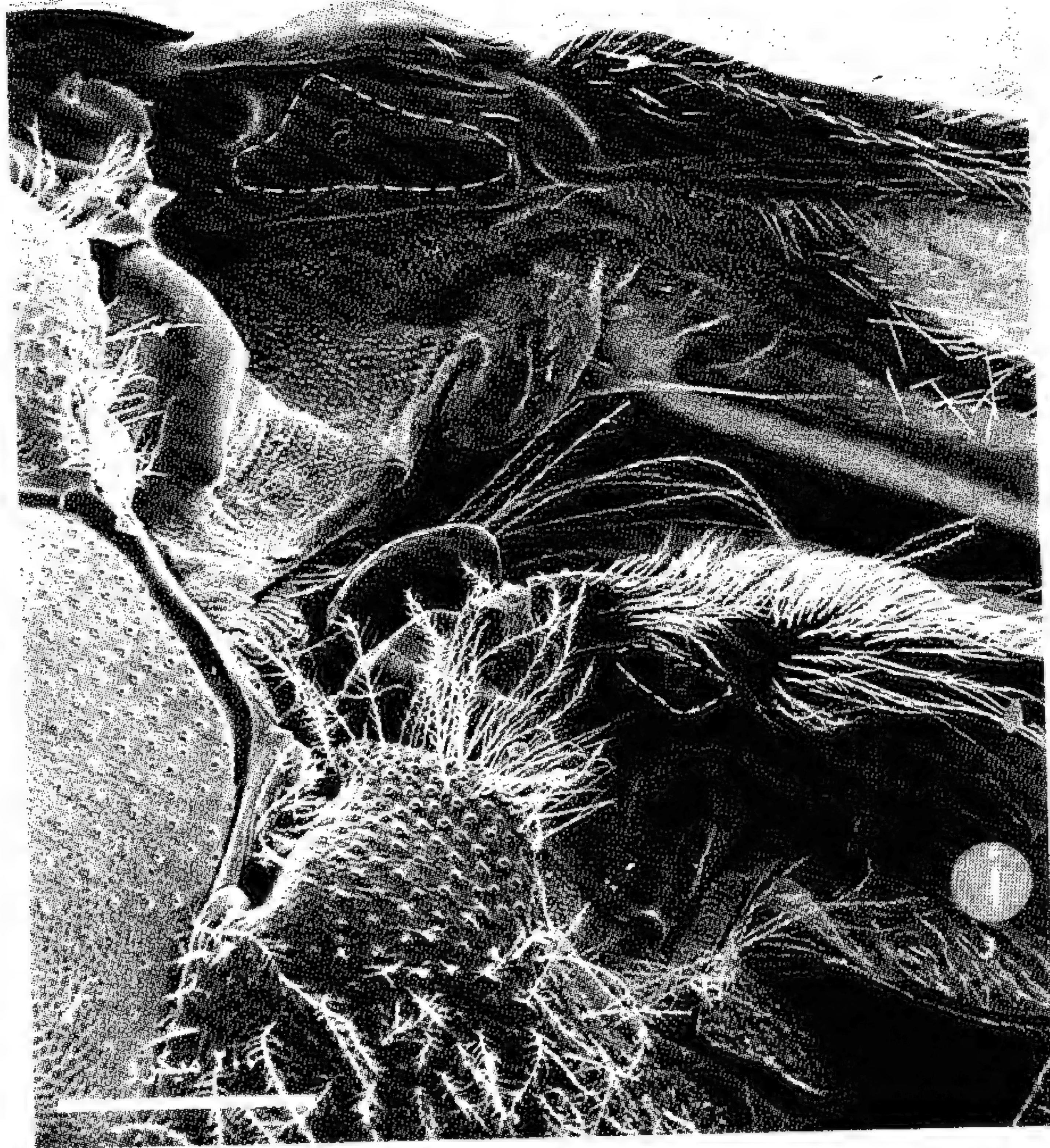
سبق وصف استخدام نحلة العسل للبوصلة الشمسية خلال الطيران (الفصل الثاني) واستخدامها للجاذبية الأرضية في الرقص الاهتزازي (الفصل الرابع). إن البوصلة الشمسية هي العنصر الاساسي لقدرة شغالة نحل العسل على العودة لنفس المكان الذي يتواجد به مصدر الغذاء لتكرار حصولها على الغذاء منه، ولتقرير هذه المعلومة للشغالات الأخرى الموجودة بالخلية من خلال الرقص الاهتزازي الذي تؤديه بعد عودتها من السروح كما سبق أن وصفها لاول مرة فون فرش [٦٦] Von Frisch. هذا، وقد ذكر هذا الباحث أن لشغالة نحل العسل القدرة على تعويض التأثيرات المعاكسة للرياح المتعامدة أثناء طيرانها إلى مصدر الغذاء والعودة إلى الخلية. وقد قرر نفس الباحث مع الباحث لينداور [٦٧] Lindauer أن النحلة تحسب الزاوية بين (أ) هدفها والشمس، (ب) الزاوية بين محور جسمها الطولي (الرأسي) واتجاه الحركة الأرضية تحتها (الطريق) لتعويض الانحراف عن خط السير نتيجة تيار هوائي (الزاوية بين المحور الرأسي ومحور الانحراف هو السبيل الفعلي الذي تسلكه النحلة في طيرانها فوق الأرض). وهذا يلزمه تقييم سرعة الرياح واتجاهها، بالإضافة إلى حساب الزاوية الرأسية وسرعة الرياح. وفي دراسة حديثة للباحث رايلي Riley ومساعديه باستعمال الرادار لرصد طيران النحلة، تم اقتراح وجود طريقة أكثر

بساطة تقوم بأدائها النحلة، حيث أنه من المحتمل جدا أن تقارن بين حركة الصورة بالزاوية الشمسية مباشرة[٦٨]. ودوران محورها الطولي، فإنها تنحاز لاتجاه الحركة الأرضية حسياً بزاوية تصنعها مع اتجاه قرص الشمس، وتتلاءم مع زاوية الانحراف. وقد ذكر رايلي أن فون فرش قد لاحظ أن الزاوية الشمسية التي يشار إليها بواسطة نحل العسل أثناء رقصها الاهتزازي بعد العودة من طيران السروح الذي حدث فيه تيارات هوائية رأسية، تشير إلى اتجاه البوصلة الشمسية الحقيقية للمصدر وليس للزاوية الرأسية لجسمها التي يجب أن تطير تجاهها.

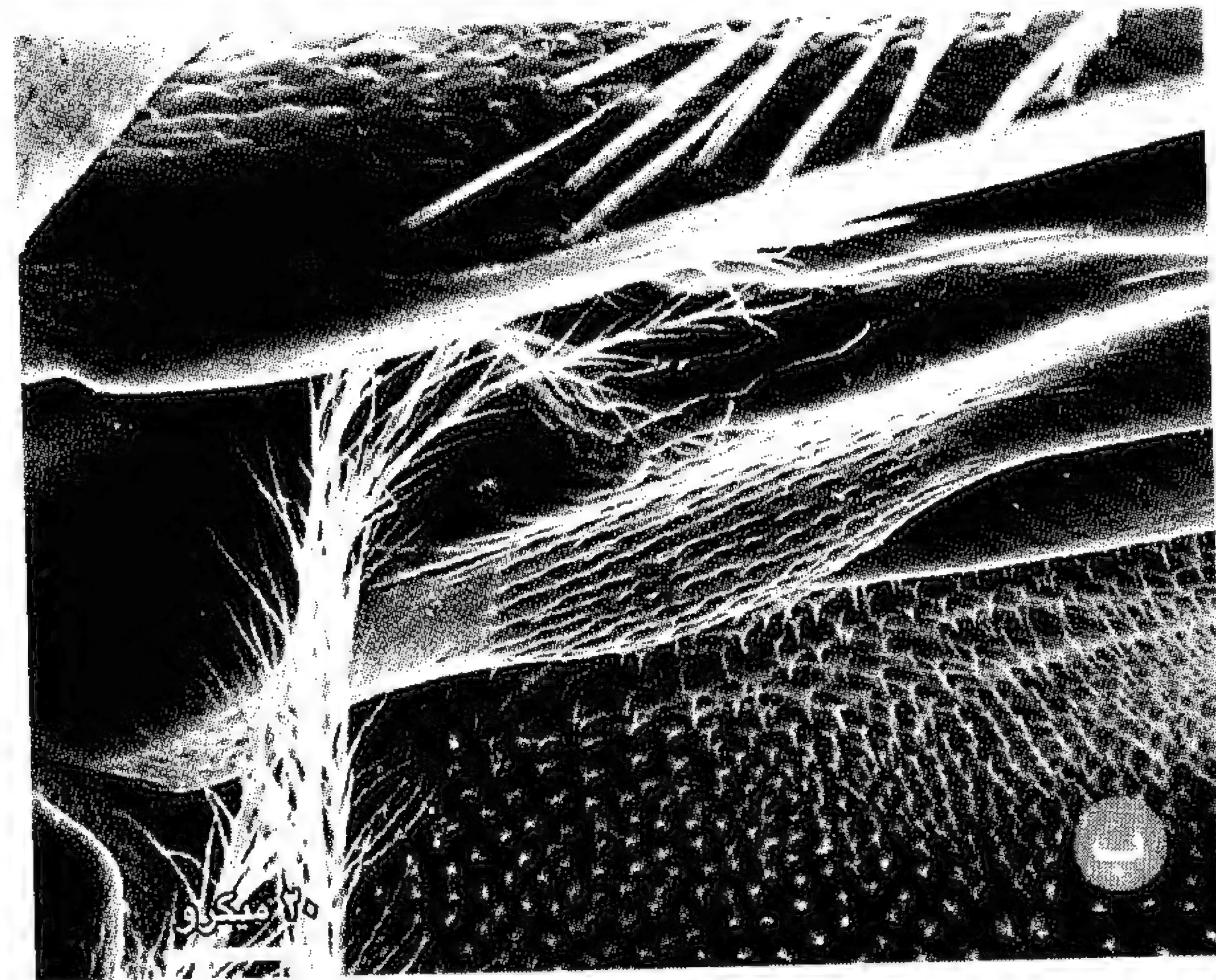
الارتفاع والسرعة وإنفاق الطاقة

Height, speed and energy costs

من خلال المشاهدات الطويلة، وجد أن نحلة العسل تطير على ارتفاعات منخفضة عندما تكون ضد اتجاه الرياح بالمقارنة بارتفاع طيرانها عندما تكون في اتجاه الرياح، حيث تطير في الحالة الأخيرة أسرع. ويفترض أن النحل يحاول المحافظة على معدل تدفق بصري مفضل ثابت للصور المتحركة من الأمام للخلف تحته خلال الطيران[٦٩]. وقد تم حساب معدل التدفق البصري المفضل Preferred optical flow rate لنحلة العسل، حيث وجد أنه حوالي ٣,٥ راد/ثانية [٣٦]، وهو نفس المعدل الذي وجد بالنسبة للنحل









الشكل رقم (٧,٢٤). صور فوتوغرافية تبين أعضاء الحس ذات القبوة.

(أ) شكل يبين السطح البطني للقواعد الجناحية وجسم شغالة نحل العسل، منظر إبطي حيث توجد مجموعتين من أعضاء الحس ذات القبوة أ، ب.

(ب) منظر للمجموعة أ من أعضاء الحس ذات القبوة.

(جـ) منظر للمجموعة ب من أعضاء الحس ذات القبوة.

(د) منظر مكبر للشكل الخارجي لأعضاء الحس ذات القبوة

الطنـان [٦٨] Bumble bees. ولهـذا أهميتـه في تحديد أوقـات الطيران والطاقة الكلية التي تنفق خلال طيران السروح. ففي حالة النحل الطنان تم حساب أن حوالي ٥ متر/ثانية تعتبر سرعة الهواء المناسبة التي عندهـا تنفـق النحلة الحـد الأدنى من الطاقـة، ولكن متوسـط السرعـة المشاهدة تقدر بحـوالي ٧,١ متر/ثانيـة وتبـين أن زمن الطـيران يعتبر أكـثر أهمية من تقليـل الطاقة المنفقـة إلى الحد الأدنـى في هذا النحل الطنان [٦٨]. ويلاحظ أن تقليل الزمن اللازم للطيران قـد يعظم مـن الزمـن المتـاح لعمليات جمـع الرحيق وحبوب اللقاح، وبالتالي يزيد الطاقة الكلية المتحصل عليهـا في كل مـرة من طيران السـروح. وقد وجد أن ضبط ارتفـاع الطيران ليناسب الريـح المقابلة (الريح المعاكسـة لاتجاه الحشـرة) أو الريـح الخلفية (الريح التي تهب مـن وراء الحشرة) يعمل علـى خفض إنفاق الطاقة وزمن الرحلة إلى أقل حد ممكن [٦٨].

طيران التعلم أو طيران التوجيه
Learning or orientation flights

أوضحـت الدراسـات الحديثـة باستعمـال كل من المشاهـدات العينيـة للنحـل المعلّم والمسـار للنحل باستخـدام جهـاز رادار محمـول، أن النحـل الـذي يتراوح عمره بين أربعة وأربعة عشر يوما تترك الخلية ليقـوم بطـيران استكشـافي وتوجيهـي قبـل أن يقوم بطـيران السـروح [٧٠]. يبـدأ طـيران التوجيه بفترة يحدث فيهـا رفرفة النحلة في مواجهـة مدخل الخلية، يلـي ذلك طيرانها بعيداً عن الخليـة وكلما يزداد النحل خـبرة، فإنه يمكـن أن يطير أسرع وأبعـد، وبالتالي تزيـد قدرته على التعـرف على موضع خليتـه بالنسبة للمعالم المحيطة. وعندمـا يبدأ طيران السروح، فإنه يكون أسـرع، ويمكن للنحلة أن تطير لمسافات أطول، وتطير النحلة في خطـوط مستقيمة ومسارات مباشرة. وقد وجـد أيضا أن معظم طـيران التوجيه يتاخم ربع دائرة حول الخلية.

تاسعاً : طيران التطريد
Swarm flight

كيف يمكن لطرد نحـل كامل مكون من عدد يتراوح مـا بـين ١٠٠٠٠ إلى ٢٠٠٠٠ نحلـة أن يحافظ على نفسه أثناء طـيران التطريد؟. لقـد تم توثيق البيانات التفصيليـة الخاصة بطيران التطريـد [٧١]. وقد وجد أن النحـل يرحل لمسافة ٥٨٠ مـترا من مكان تواجده الأول إلى مـكان عشه الجديـد. ولوحظ أن حوالي ٥٪ من الطرد الـذي يمثل النحل البالغ كبـير السن، يبحث حول الخلية الأصلية عن مـكان مناسب يمكن التعشيش فيـه وذلك قبـل أيام قليلة مـن حدوث عمليـة التطريد وانطلاق النحل في الهـواء. ومن المفترض أنه عندما يطـير الطرد فـإن الذي يقـوده هو النحـل المستكشف Scout bees.

عندما يقوم النحـل المستكشف باختيار مكان العش الجديد فإنه يبدأ في الرحيل والاستعداد للطيران بتقديم يظهـر علـى هيئـة اهتيـاج وطنين، ثم يجـري في خط متعرج علـى هيئة زجزاج، ثم يندفـع بأجنحته محدثاً طنينـا ويطـير قريبا مـن الأرضـ حيـث يتداخل في مجاميع. يتدخل معظم النحل المستكشف في هذا النشاط، فإن الطرد يبدأ في طيران الرحيل والصعود في الجو مبتعـداً عن مكان إقامته الأصلـي. وفي الحال، يترك قليـل من النحـل المستكشف الطرد ويطـير مباشرة إلى مكان العش الجديد حيـث يبدأ في إطلاق فرمونات من غـدد ناسونـوف Nasonov glands (انظر الفصل الثامن). في البداية، يبـدو الطرد مغزلي الشكل ويبدأ طيرانـه غاية في البطء ليصل لحوالي كيلومتر واحد في الساعـة. وفي هـذه المرحلة يتحقق النحـل من وجود الملكة وهو في الهواء. بعد الحركة لمسافة حوالي ٣٠ مترا، تبدأ سرعـة الطرد في الازدياد ليصل إلى أقصى سرعـة طيران له حيـث تبلغى حـوالي ١١ كيلومتر في الساعـة وعلى ارتفاع حوالي ثلاثـة أمتار أعلى سطح الأرض. ويلاحظ أنـه لا يوجد مركز للطرد ذو الشكل العنقودي، ويتشتت النحـل من خلال حشد الطرد، ثم يصبـح الشكل العام مفلطحاً رأسياً، ويتحول إلى الشكل البيضاوي.

خلال الطـيران، يقـوم النحل المستكشـف بقيادة وتوجيه باقي النحل بنشاط وذلك بالإندفاع في مقدمة الطـرد في اتجاه المـكان الجديد. وعنـد الاقتراب من المـكان المختار، تنطلـق بعض المـواد الكيميائية من النحـل في الطـرد وبذلك يبـدأ النحـل في التباطؤ قبل وصولـه إلى مكان الإقامة الجديـد بحوالي ٨٠ مترا. وهـذه هي طريقة التكاثر الوحيـدة والممكنة من خلال تنمية طوائـف جديدة للنحل في الطبيعـة، حيث تساعد الشغـالات الملكة في تجهيز مـكان العش الجديد وبناء العشـ. ويلاحـظ أن الشغـالات تقـوم أيضـا بنقـل المخـزون الغذائـي إلى المكان الجديـد خلال طيران التطريـد، حيـث تحمـل كل نحلـة أثنـاء التطريـد في المتوسـط ٣٦ ملليجـرام مـن العسل في معـدة العسل (الحوصلـة) وتشكل هذه الكمية حوالي ٤٠٪ من وزنها [٧٢].

عاشراً: ما مدى طيران النحل؟
How far do bees fly?

يغطي النحل مساحة نصـف قطرها ستة كيلومترات حول خليته خلال نشاط سروحه. وقد وجد بالتجارب

أن الطيران إلى حد الإجهاد التام، أن النحلة يمكنها أن تقطع مسافة ٧,٤ كيلومترا دون توقف [٧٣]، وتؤدي طيران سروح يصل طوله إلى ٣,٥ كيلومترا [٧٤]. وقد لا تبدو هذه المسافة طويلة، ولكن طيران طوله ستة كيلومترات يعادل تقريبا اطوال اجسام ٤٠٠٠٠٠ نحلة، وتعادل مسافة ٦٠٠ كيلومترا بالنسبة للإنسان، أي أكثر من ثلث طول الجزيرة البريطانية. وهناك انواع أخرى من الحشرات، مثل ابو دقيقات والنطاطات (التي يمكنها الهجرة عبر القارات) يمكنها ان تقطع مسافات طويلة في طيرانها تصل إلى ٢٥٠ ميلا في اليوم الواحد. كما وجد أن الطائر البحري الكبير المسمى القطرس Albatross يمكن أن يطير ٥٠٠٠ ميلا من امريكا الشمالية إلى البرازيل للبحث عن غذاء لصغاره. وقد أوضحت الابحاث أن الحشرات المهاجرة تستغل الرياح المناسبة في زيادة مسافة الطيران التي تقطعها، ونظرا لصغر جسمها، تعمل الحشرات في وسط مختلف تماما عن الطيور؛ ففي الحشرات يعتبر الهواء كسائل وليس كغاز كما هو الحال بالنسبة لنا وللطيور.

حادى عشر: طيران التلقيح (طيران الزفاف)
Mating flights

تلقح الذكور الملكات العذارى أثناء الطيران في أماكن تبعد بعض الشيء عن مكان طوائفهم، وهذه الأماكن يطلق عليها أماكن التجميع Congregation areas [٧٥]. تتجمع الذكور في هذه الأماكن والتي تطير إليها الملكات أيضا، ثم يتم مطاردة هذه الملكات بواسطة أعداد كبيرة من الذكور والتي تشكل ما يطلق عليه اسم "مذنبات الذكور" "Drone comets"؛ وهي مجاميع من الذكور تنطلق بغير اتساق خلف الملكة الطائرة. و تستغرق عمليات القبض على الملكة وتلقيحها وقذف السائل المنوي بداخلها وانفصال الذكر عنها ثوان قليلة. يقترب الذكر الأول من الملكة من أسفل بواسطة ارجله الخلفية، فتتدلى للخارج تحته. وحيثما يلامس السطح السفلي لصدره السطح الظهري لبطن الملكة فإن الزوجين الأولين من أرجله يتباعدان ثم يقبض على الملكة بجميع أرجله الستة، ثم يولج قضيبه المقلوب Everted endophallus جزئيا في غرفة آلة اللسع المفتوحة، ثم يقلب نفسه على ظهره بقوة ضغط سائل الجسم في بطنه، ذلك قذف السائل المنوي بقوة في حجرة آلة لسع الملكة ممزقة قضيب الذكر، وينتج عن ذلك انفصال النحل المتزواج وموت الذكر المجروح [٧٦].

ثاني عشر: مصادر الطاقة لنشاط الطيران
Energy sources for flight activity

نظرا لحجمها، تعتبر الحشرات ذات كفاءة عالية في الطيران، وتعتبر السكريات النقية الوقود الأولي للطيران، بالرغم من أن الحشرات التي تطير لمسافات أطول مثل الجراد يمكنها أن تستخدم الدهن خلال طيرانها الطويل الممتد، وتتراوح نسبة قوة الدخل لقوة الخرج ما بين ٤٪، ١٥٪ للحشرات أثناء الطيران. وتقدر نفس النسبة للطيور (مثل الزرازير Starlings والحمام Pigeons) بحوالي ١٠٪، ولكن من الناحية الفسيولوجية تزيد كفاءة العضلة بزيادة حجم الجسم لجميع أشكال الحركة. و تاسيسا على هذه العلاقة، نتوقع أن تطير الحشرة بكفاءات منخفضة تتراوح ما بين ١٪، ٢٪ لأن عضلاتها الصغيرة تتحرك أسرع، وبالتالي تنفق طاقة أعلى مرتبطة بكيمياء انقباض هذه العضلات. وكما رأينا، فإن المظاهر الخاصة المختلفة لفسيولوجيا العضلات ونوعية الديناميكية الهوائية لطيران الحشرات تسمح لها بأن تكون من الكائنات الحيوانية الطيارة بكفاءة أعلى من المتوقع من ملاحظاتنا على الحيوانات الأخرى.

يعتبر سكر السكروز هو وقود الطيران في نحل العسل، ويمكن الحصول عليه كرحيق من الأزهار. ويتحول السكروز إلى جلوكوز في المعي أو يخزن في معدة العسل. بعد ذلك، يتحول إلى مادة كربوهيدراتية تسمى سكر التريهالوز، الذي ينفذ إلى الهيمولمف حيث يشكل مخزون كربوهيدراتي مهم.

في مراحل الطيران المبكرة، يستغل الجلوكوز المخزن في عضلات الطيران، ولكن لا يستمر ذلك لفترة طويلة. وعندما تصبح النحلة مجهدة، تتحرر كميات إضافية من الجلوكوز في الهيمولمف من سكر التريهالوز نتيجة نشاط انزيم التريهالاز وينتقل الجلوكوز المتكون إلى عضلات الطيران.

باستخدام طرق النشاط الإشعاعي لأحد العناصر الاستشفافية يمكن تتبع مسار ومآل أحد المركبات داخل جسم الحشرة خلال نطاق الطيران المقيد، وجد أن خلال الطيران بمعدل ١,١ متر/ثانية ينتقل ١٣٩-١٤٦ ملليجرام جلوكوز في الدقيقة من المعي الأوسط للنحلة إلى الهيمولمف. وحيث أن مستوى الجلوكوز في الهيمولمف يظل ثابتا خلال هذه الفترة، ويمكن إظهار كمية ضئيلة جدا يمكن تجاهلها منه عند المستقيم، يمكن افتراض أن هذه الكمية ناتجة عن عملية أيض. وقد وجد أن كثير من الأزهار الشائعة والمعروفة تحتوي في رحيقها على الاقل على ٥٠ ميكروجرام سكر في الزهرة، ولذلك فإن هذه الكمية

من الوقود يمكن الحصول عليها من زيارات لعدد قليل من الأزهار [٧٧].

ويمكن معرفة الاستخدام المباشر للوقود من المعي خلال الطيران من خلال التجارب الخاصة بالنحل الطائر لمرحلة الإجهاد الكامل، بعد تغذيته بكمية معروفة من المحلول السكري. ويمكن إجراء ذلك بواسطة النحل ذي نطاق الطيران المقيد والمرتبط بجهاز رصد خاص بالطيران لقياس زمن وسرعة طيرانه [٧٣]. وقد وجد أن أداء عملية الطيران يرتبط مباشرة بحجم المحلول السكري الذي تناوله. فالنحل الذي تناول ٥ ميكرولتر (محتمل الحصول عليها من ٥-١٠ أزهار غنية بالرحيق ويعتمد على ذلك الظروف الجوية ووقت السروح أثناء النهار) يمكن أن يطير لأكثر من تسع دقائق ليغطي مسافة قدرها ١,٩ كيلومترا وذلك قبل أن يصبح مجهداً. أما النحل الذي يتناول ٢٠ ميكرولتر فإنه يمكنه الطيران لمدة نصف ساعة على الأقل ويغطي مساحة ٧,٤ كيلومترا في المتوسط. وقد وجد أن سرعة الطيران، وتردد ضربات الجناح، والقوة الديناميكية الهوائية المتولدة أقل اعتماداً على كمية الوقود المستهلكة، وهذا يوضح أن النحل ذو الطاقة الأعلى سوف يستخدمها في الطيران لمسافات أطول دون أن يؤثر ذلك على سرعة طيرانه.

ثالث عشر : طاقة الطيران وتحولاتها
The energetics of flight

يستهلك الطيران كثير من الطاقة، ويوضح أيض الحشرات المجنحة أقصى تشكيل فسيولوجي بالنسبة للحيوانات الأخرى. فالعضلات الصدرية في الحشرات أثناء الطيران تظهر أعلى معدلات لاستهلاك الأكسجين بالمقارنة بباقي الأنسجة العضلية الأخرى، وتفوق المعدل الأيضي للطيور الرفرافة بمعدل ٢-٣ مرات (٨). ولازال غير معروف على وجه الدقة كيف يمكن للحشرات أن تحقق هذه المعدلات العالية من الأيض. لكن من المعروف أن كثافة العضيات المولدة للطاقة energy generating organelles وهي الأجسام السبحية أو الميتوكوندريا Mitochondria في عضلات الطيران في الحشرات عالية وتصل إلى حوالي ٤٥٪ من حجم هذه العضيات، ولكنها ليست أعلى من تلك الموجودة في الطيور الرفرافة. ويعتقد أن تركيب الأجسام السبحية أو الانزيمات الخاصة بالتنفس في الحشرات قد تكون مسؤولة عن معدلات الأيض الزائدة التي تتحقق بواسطة عضلات الطيران في الحشرات.

ويمكن أن يكون معدل الأيض في النحلة خلال الطيران أعلى ٥٠-١٠٠ مرة هذا المعدل أثناء الراحة، بالأضافة إلى ضرورة أن يتم المحافظة على هذا المعدل العالي أثناء طيران السروح أو طيران الزفاف (طيران التلقيح). وللمحافظة عليه، يجب ان يتم تدعيم عضلات الطيران في جسم النحلة بثلاثة احتياجات أساسية: وإمداد وافر بالاكسجين، وإمداد وافر بالوقود (المادة الكربوهيدراتية)، ودرجة الحرارة المناسبة.

الامداد بالأكسجين
Oxygen supply

يكون نشاط عضلة الطيران حتما هوائيا، بمعنى أنه يحتاج إلى مدد مستمر بالاكسجين، ويتم هذا المدد عن طريق الجهاز التنفسي القصبي (انظر الفصل السادس). ويعكس معدل استهلاك الاكسجين كثافة الأنسجة القصبية الموجودة في العضلات، كما وجد أن عضلات الطيران غير المتزامنة وعضلات الطيران غير المباشرة في النحل ذات كثافة قصبات هوائية أعلى من عضلات الطيران المتزامنة وعضلات الطيران المباشرة في حشرات أخرى. ويعزز الإمداد بالأكياس الهوائية الصدرية الكبيرة التي غالباً ما تنفصل عن المدد الهوائي لباقي الجسم، وبالتالي تؤكد أن الطلب على الاكسجين في منطقة الصدر خلال الطيران لا ينتج عنه إفتقار للاكسجين في باقي أنسجة الجسم.

إن التغير في شكل جليد الصدر، الذي يساهم في تخزين الطاقة أثناء رفرفة الأجنحة، تسمح بحركة الهواء في الجهاز القصبي بالصدر، والذي ينتج عن تتابع انقباض وارتخاء الصدر، الأمر الذي يساعد على تهوية القصبات الهوائية، وبالتالي تسهل سرعة عملية تبادل الغازات التنفسية.

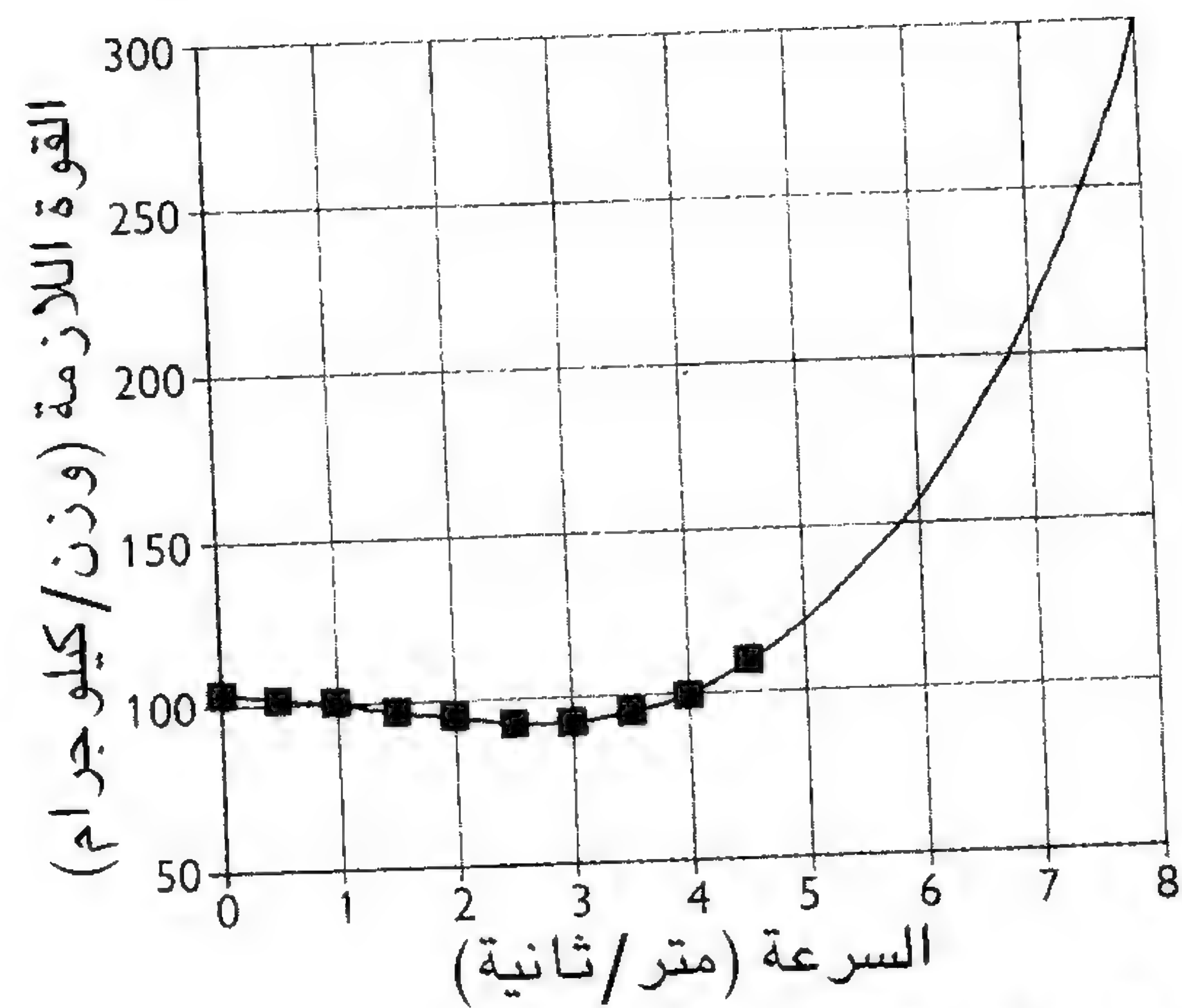
كفاءة الوقود المستخدم
Efficiency of fuel use

عندما تكون النحلة طائرة، تفقد ٨٠٪ من الطاقة المستهلكة بواسطة عضلات الطيران على هيئة حرارة Heat، ويستغل نصف الجزء الباقي في الإسراع والإبطاء من حركات الأجنحة. وهذا يعني أن ٥-١٠٪ من الطاقة المستهلكة - بواسطة النحلة الطائرة فقط هي التي توجه لتوليد القوى الميكانيكية الهوائية اللازمة للطيران.

تحسب كفاءة الطيران بمقارنة كمية الطاقة المتكونة بكمية الطاقة التي تترجم فعليا إلى شغل ميكانيكي هوائي (كمية الطاقة المنطلقة أو القوة الميكانيكية المنطلقة). وهناك عدة طرق لحساب ذلك، وكلها تتضمن بعض الحسابات النظرية. وعند تقدير قوة الدخل، يمكن استخدام جهاز محلل الغازات Gas

analyzer لقياس كمية الأكسجين المستهلك أو كمية الحرارة المتولدة وذلك لكي يمكن قياس معدل الأيض. وهناك طريقة أخرى تتضمن تغذية النحل الذي سبق أن وصل لمرحلة الإجهاد الكامل بكميات معروفة من السكر. ويمكن قياس كمية الوقود المستخدم أثناء الطيران بتقدير الكتلة المفقودة التي يمكن أن يعول عليها إذا كان تركيز الوقود الذي تم تناوله معروفا، ويفترض أن اي فقد في الماء يمكن أن يتوازن مع الماء الناتج من عمليات الأيض. ولحساب قوة الخرج الميكانيكية، يمكن رصد أداء الطيران للحشرة. وقد أمكن قياس كفاءة ايض طيران نحلة العسل وقدر ما بين ٦-١٣٪.

تختلف الكمية الحقيقية للطاقة اللازمة للطيران باختلاف سرعة الطيران. وتجدر الإشارة أن قاعدة التنبؤ الديناميكي الهوائي، التي تنتج من الاعتماد على سرعة المكونات الديناميكية الهوائية مثل قوى الرفع والسحب، تبدو على هيئة منحنى على شكل حرف "u" وينتج هذا الشكل إذا رسمت العلاقة بين القوة المطلوبة والسرعة الناتجة (الشكل رقم ٧,٢٥) وهذا يعني أنه يوجد سرعة طيران مثلى بين الرفرفة والطيران ذو السرعة العالية الذي يحتاج إلى اقل كمية من الطاقة لمساندته. وبالرغم من وجود بعض الخلافات بين علماء الفسيولوجي حول الشكل الدقيق لمنحنى "القوة-السرعة" في الحشرات [٨]، كما سبق ذكره، فقد اظهرت القياسات المباشرة الحديثة لسرعة الطيران في النحل الطنان Bumble bees أنه يمكن أن يظل طائرا في الهواء بمعدل ٢متر/ ثانية فوق الحد الأمثل [٦٨].



الشكل رقم (٧,٢٥). القوة المطلوبة كوظيفة لسرعة الهواء. يمثل المحور الرأسي القوة بينما يمثل المحور الأفقي السرعة (عن أوسبورن Osborne (٦٨)).

رابع عشر: التحكم الحراري
Temperature control

الحشرات من مجموعة الحيوانات ذات الدم البارد Cold blooded animals، وليس معنى ذلك بالضرورة أنها ليست لها القدرة على التحكم في درجة حرارة أجسامها. وفي الحقيقة، يوجد كثير من انواع الحشرات، خاصة كبيرة الحجم، التي لها آليات تحكم دقيقة في درجات الحرارة، فالنحل النشط له القدرة على التحكم في درجة حرارة جسمه Endothermic، بحيث تكون أعلى من درجة حرارة البيئة المحيطة. وتتولد الحرارة من خلال التفاعلات الايضية للمركبات السكرية، ويعتبر الإمداد المستمر بالوقود عملية حيوية خصوصا عند انخفاض درجة حرارة الوسط المحيط. و تحافظ نحلة العسل على درجة حرارة جسمها إذا كان لديها القدرة المستمرة على وجود مصدر للسكر أو للغذاء في معدة العسل. وعلى العكس من النحل الانفرادي، يستنفد النحل سريعا المخزون من الوقود في الأنسجة عند الإجهاد، وهنا يتجمع النحل مع بعضه ويتكور، ثم سرعان ما يموت إذا فشل في إيجاد مصدر للغذاء.

ومن المحتمل أن يطور النحل الاجتماعي من احتياجاته لرفع درجة حرارة جسمه، لأنه يستغرق معظم وقته في تدفئة الخلية. ويحافظ النحل المتجمع على هيئة عنقود، حتى لو كان بأعداد قليلة، على درجة حرارته بحيث تقارب ٣٥° م بقدر الإمكان، ويزداد سلوك تكوين هذا العنقود كلما انخفضت درجة الحرارة في البيئة المحيطة. ويلاحظ أن داخل الخلية تعتبر الحرارة الزائدة مشكلة في بعض الأوقات، حيث يتحرك النحل فرادي إلى الاطراف لخفض درجة الحرارة. وقد وجد أن أعلى درجة حرارة يمكن تسجيلها في المساحة التي تتوسط عيون الحضنة السداسية وحولها.

تعتبر القدرة على توليد والمحافظة على درجة حرارة الجسم عالية عملية حيوية للطيران. ولكي تطير، يجب على نحلة العسل أن ترفع درجة حرارة صدرها إلى أعلى من ٢٨° م بغض النظر عن درجة حرارة البيئة المحيطة. وتعتبر هذه الحرارة العالية ضرورية لتدعيم درجة الحرارة المثلى لنشاط الإنزيمات التي تتحكم في التفاعلات الكيميائية في عضلات الطيران ولتسمح بأن يكون تردد ضربات الجناح عاليا بدرجة كافية لرفع الجسم عندما تهم بالطيران.

عند حدوث الطيران، يجب على النحلة أن تحافظ على درجة حرارة صدرها ثابتا بقدر الإمكان للمحافظة على قوة الخرج ثابتا من العضلات. وحيث

أن الفعل السريع للعضلات خلال الطيران يولد كمية من السخونة، فإن التنظيم الحراري thermoregulation داخل الجسم يمكن أن يحافظ على البرودة بقدر محافظته على الدفء، وأن التوازن الحقيقي الذي تحتاج النحلة له يعتمد بدرجة كبيرة على درجة حرارة البيئة المحيطة.

ويمكن لنحل العسل أن يطير في مدى حراري بيئي واسع. وتحت الظروف الطبيعية، تم تسجيل متوسط درجة حرارة ٨,٤°م كحد أدنى لدرجة حرارة الهواء المحيط لطيران نحل العسل، ويمكن حينئذ أن يترك الخلية ويسرح [٨٠] تحت ظروف صناعية، حيث سجل طيرانه عند درجة حرارة منخفضة تصل إلى ٤,٨°م. ومن الناحية الأخرى، يمكن لنحل العسل أن يطير عندما تصل درجة حرارة الهواء المحيط إلى ٤٧°م، حيث يقدر على الحياة في الجو الحار والجاف.

التحمية أو التسخين
Warming up

عندما تصل درجة حرارة البيئة المحيطة إلى أقل من ٢٨°م يقوم نحل العسل بالتحمية أو التسخين عن طريق الارتجاف أو الارتعاش، وهذا يتضمن انفصال عضلات الأجنحة من الناحية الوظيفية عن الأجنحة، حيث تنقبض وتنبسط بسرعة لتولد الحرارة الأيضية. وخلال فترة التحمية، تسلك العضلات سلوكا مشابها لعضلات الطيران المتزامنة، بانقباض عضلي واحد لكل جهد فعل واحد Action potential (جهد الفعل هو الجهد الكهربي الناتج عن وجود منبه واحد)، بالمقارنة بما يحدث في الحالة العادية حيث يحدث أكثر من عشرة انقباضات عضلية لكل جهد فعل واحد كسلوك العضلات لتلك التي ترتبط بالطيران. وقد يظهر النحل المرتجف على أنه في حالة راحة حيث لا تظهر عملية تذبذب وتهويات الأجنحة والصدر لأن العضلات المسؤولة تكون متساوية القياس، وبالتالي لا يحدث تغير في طول الألياف العضلية، ومن ثم لا تحدث تغيرات في الشكل الخارجي للصدر.

يمكن أيضا أن يعاني نحل العسل من فقدان الحرارة عند الطيران، وخاصة في الجو البارد أو في الصباح الباكر. فإذا انخفضت درجة حرارة الصدر تحت درجة الحرارة اللازمة للطيران، يجب على النحلة أن تهبط على الأرض وتقوم بعملية التحمية مرة أخرى عن طريق الارتجاف. ويقوم النحل بعدة مرات راحة (الهبوط المتكرر)، عندما تنخفض درجة حرارة البيئة المحيطة، أو عندما يكون محملا بأحمال ثقيلة من الرحيق وحبوب اللقاح.

يرتجف النحل قبل أن يترك الخلية ويقوم بعملية السروح، وقد قيست درجة حرارة الصدر أثناء فترة التحمية باستخدام المزدوجات الحرارية Thermocouples التي توضع على الجليد [٨٢]. ووجد أن ٨٠٪ من النحل الذي تم فيه القياس يبدأ في الطيران عندما تصل درجة حرارة الصدر ٣٤,١°م، حيث كانت أعلى بسبع درجات من درجة حرارة البيئة المحيطة. أما داخل الصدر فإن درجة الحرارة قد تزيد عن هذا الحد بدرجة واحدة، أو درجة ونصف [٨٣]. كما وجد أيضا أن معدل التحمية كان ٣,٤ درجات كل دقيقة واحدة، وعلى ذلك فإن في هذا المثال يستغرق النحل عدة دقائق في عملية الإرتجاف ليصل الصدر إلى درجة الحرارة المناسبة. أما ٢٠٪ من النحل الباقي الذي تم فيه القياس فإنه يشرع في الطيران عندما تصل درجة حرارة الصدر إلى الحد الذي يعلو درجة حرارة البيئة المحيطة بمقدار ١,٦° م فقط (٢٧°م)، وتستمر درجة حرارة الصدر في الارتفاع خلال الثلث الأول من الفترة التي تقضيها في الطيران. وتستعرض هذه المجموعة من النحل قدرتها على الشروع في طيران الطوارئ Emergency take off – ذو الاعتبارات الهامة عندما، يلزم النحل الحارس القيام بطرد النحل السارق مثلا.

تعمل الشعيرات الكثيفة والقصيرة التي تغطي صدر النحلة كطبقة عازلة بتكوين طبقة من هواء أكثر دفئا تلي الجليد مباشرة، ولكن طولها يكون محددا حيث تؤثر على زيادة قوة السحب فقط أثناء الطيران. ونتيجة لما سبق، تعتبر الحشرات الصغيرة ذات القدرة على الطيران فقيرة تماما في وجود الطبقة العازلة. ويمكن للنحل الطنان Bumble bees إجراء عملية التحمية بنفسه أسرع بمعدل خمس مرات عن النحل العادي، لأن صدوره معزولة بطريقة أفضل كما تعتبر صدوره أثقل من تلك الموجودة في نحل العسل العادي، كما توجد أيضا مساحة سطحية أقل وبالتالي فإن فقد الحرارة يكون أكثر انخفاضا. هذا، ويبدو نحل العسل حديث السن غير قادر على ترك الخلية الدافئة خلال الأيام القليلة الأولى من حياته، لأنه في هذا السن الحديث يكون غير قادر على التحمية المباشرة بالارتجاف.

المحافظة على البرودة المعتدلة:
Keeping cool

رصدت درجة حرارة الصدر في نحل العسل أثناء عملية الطيران لفترة تصل إلى ٤٥ دقيقة عندما يكون

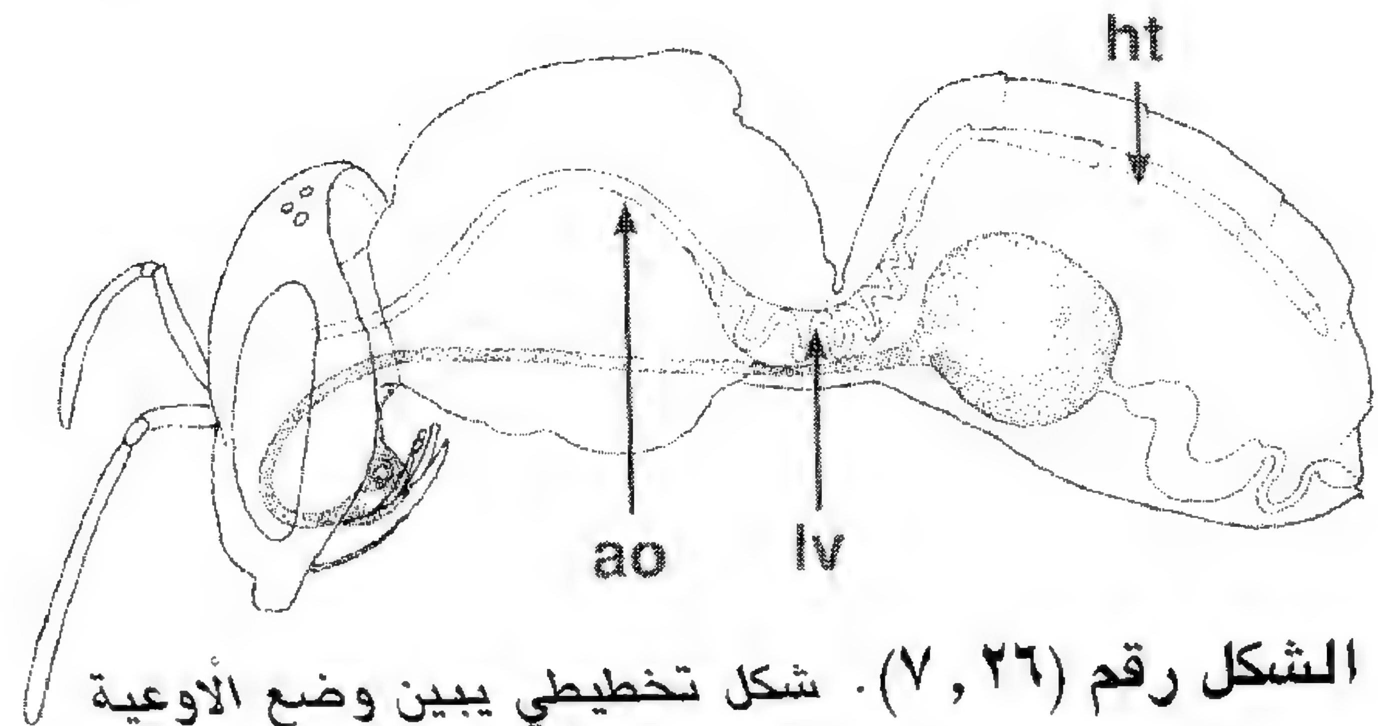
النحل مرتبطا بذراع بحيث يطير حوله [٨٢]. عندما تبدأ عملية الطيران لوحظ وجود برودة معتدلة مقدارها ٤°-٥°م خلال أول دقيقتين من الطيران، ويحتمل أن يرجع ذلك إلى التبريد عن طريق تيارات الحمل Convective cooling لسطح الصدر بواسطة التدفق الهوائي، بعد ذلك تظل درجة حرارة الصدر ثابتة لدرجة تفوق درجة جرارة البيئة بثلاث درجات (حوالي ٢٧°م) خلال فترة الطيران [٨٣].

أثناء الطيران، تنتج عضلات الطيران كميات كبيرة من الحرارة مثلما يتم خلال عملية التحمية، لذلك: لماذا لا يقوم جسم النحلة بإجراء عملية التحمية باستمرار؟ أثناء الطيران تكون النحلة غير قادرة على تنظيم نشاط عضلات الطيران لتغير من درجة حرارة جسمها لأن عضلات الطيران تكون نشطة بمعدل ثابت للمحافظة على عملية الطيران ثابتة. ولكن للنحل عدة طرق أخرى للمحافظة على البرودة المعتدلة فسيولوجيا وسلوكيا. وتعمل هذه الآليات الخاصة بالبرودة المعتدلة بفاعلية عندما تطير الحشرة على درجة حرارة تصل ٤٧°م وعندما يحافظ الصدر على درجة حرارته لتكون حوالي ٤٥°م [٨٤]. ويلاحظ أن درجة الحرارة داخل الجسم التي تتراوح ما بين ٤٦°-٤٨°م تعتبر قاتلة.

تتضمن الآليات الفسيولوجية للبرودة المعتدلة تحول مسار الهيمولمف الدافئ إلى الأجزاء الأكثر برودة من الجسم. وفي معظم الحشرات كبيرة الحجم، مثل النحل الطنان، يمكن انتقال الحرارة من الصدر إلى البطن من خلال الهيمولمف الذي يجري بين عضلات الطيران، ثم تعمل البطن كجهاز مشع للحرارة Heat radiator. ولكن للدورة الدموية في النحل تكيفات معينة تمنع فقدان الحرارة من البطن، لذلك فإنه بدلا من تبديد الحرارة الزائدة عن طريق البطن، يتم تبديدها بالتبخير عن طريق الرأس للحصول على البرودة المعتدلة المطلوبة. ويلاحظ أن درجة حرارة علبة الرأس في نحل العسل تتشابه مع درجة حرارة الصدر مبدئيا بسبب حدوث التدفق الحراري وانتقال هذه الحرارة بسرعة نتيجة سرعة تدفق الهيمولمف من الصدر إلى الرأس.

لنحل العسل آلية خاصة لتقليل فقد درجة حرارة الصدر إلى أقل حد ممكن من خلال البطن. وحتى عند ارتفاع درجة حرارة الصدر أثناء الطيران، تظل درجة حرارة بطن النحلة قريبة جدا من درجة حرارة البيئة المحيطة. ويمكن المحافظة علي هذه الميزة جزئيا بوجود الأكياس الهوائية المعزولة في البطن (انظر الفصل السادس)، وجزئيا بآلية تبادل الحرارة الدورية التي تمنع انتقال الحرارة من الصدر إلى البطن عبر الهيمولمف.

عندما يتدفق الهيمولمف من القلب (الذي يرقد تحت السطح الظهري للبطن) إلى الظهر، فإنه يمر ملاصقا للأكياس الهوائية البطنية ويتم تبريده. وأثناء سريان الدم من خلال الخصر الضيق إلى الصدر فإنه يمر خلال سلسلة من تسعة عقد ضيقة (الشكل رقم ٧,٢٦). في هذه الإلتواءات (العقد الأبهرية أو الأورطية Aortic loops)، يتم دفع هيمولمف البطن البارد ليتدفق ملاصقا للهيمولمف الدافئ الذي ترك الصدر. وتنتقل الحرارة من الصدر إلى الهيمولمف العائد من البطن. ويشجع حدوث التبادل الحراري انخفاض سرعة تدفق العقد الأبهرية. وهذه الآلية التي يطلق عليها " التبادل الحراري عكس التيار "Counter-current heat exchange هي الطريقة الشائعة للتنظيم الحراري Thermoregulation في الحيوانات، فمثلا، يستخدم عجل البحر (الفقمة Seal) هذه الطريقة لخفض درجة الحرارة من خلال زعانفه Flippers عندما يسبح في مياه ثلجية، كما أن طائر البطريق المائي Penguins له نفس الآلية في أرجله لتظل الفقد في درجة حرارة الجسم عندما يقف على الثلج. وتمنع العقد الأبهرية في النحل أيضا مرور كميات كبيرة من الهيمولمف الدافئ بسرعة في البطن. وهذه الآلية مهمة في حالة النحل الطنان الذي يحتضن حضنته مستغلا الحرارة المنبعثة من بطونه، ويكون قادراً على المحافظة على درجة حرارة البطن عند ٣٥° م [٨٥]. أما نحل العسل فإنه لا يقوم بالتحضين على حضنته بهذه الطريقة حيث يكون أصغر حجما وقد يعاني أقل من النحل الطنان من الزيادة في درجة الحرارة التي ينتجها الصدر. ويمكن لنحل العسل أن يسرح في أي وقت من النهار وفي أي وقت من العام عندما تكون درجة حرارة البيئة منخفضة حيث يمكنه



الشكل رقم (٧,٢٦). شكل تخطيطي يبين وضع الأوعية المنثنية أو الانثناءات الأورطية (lv) بين الصدر والبطن في نحلة العسل. لاحظ الأورطى (ao)، والقلب (ht).

الاحتفاظ بدرجة حرارة الصدر. وتجدر الإشارة إلى إن مشاكل الحرارة الزائدة لا تنتهي بحط النحلة على الأرض. فعندما يتوقف الطيران، تزيد درجة حرارة الصدر بمقدار يصل إلى ١٨٪ في أول ٣٠ -٦٠ثانية، وقد سجلت درجة حرارة تتراوح ما بين ٣٥°-٤١° م لجسم النحلة التي حطت لتناول الغذاء، كما وجد أنه عند الراحة يبلغ معدل تبريد جسم النحلة أربعة مرات طول الوقت اللازم لمعدل التحمية أثناء الارتجاف [٨٢].

عندما يتراوح درجة حرارة الجو ما بين ٣٠°-٣٥° م، تظهر استجابات سلوكية إضافية لتسهل عملية التبريد. أما أثناء الطيران، فيمكن للنحل أن يخفض درجة حرارة الصدر بمقدار درجة واحدة بتدلي أرجله بدلا من إمدادهم مرفوعين قبالة الصدر والبطن، وبالتالي يتعرض السطح البطني للجسم لتدفق الهواء.

يقوم بعض أفراد نحل العسل الموجودين على الأرجل بارتجاع قطرة من سائل حيث تعلق هذه القطرة بين الخرطوم والصدر أو تنتشر على السطح البطني بواسطة الأرجل. ويمكن للنحل أن يمتصها مرة أخرى مع تكرار هذه العملية عدة مرات. ويسمى هذا السلوك باسم التكتل Gobbetting الذي يؤدي إلى تبخير الحرارة وتبريد الرأس والصدر. إن فاعلية عملية التكتل غير واضحة وقد تتحدد عند ارتفاع درجة الحرارة إلى مستويات عالية. ولا توجد دلائل تشير إلى أن هذه العملية تبرد الصدر فعلا أثناء الطيران عندما تتراوح درجة حرارة الهواء ما بين ٣٠° - ٣٥°م [٨٣]، ولكن يلاحظ أنه عند تسخين الصدر صناعيا إلى درجة حرارة ٤٧° م يمكن لعملية التكتل أن تخفض درجة حرارة الصدر بمقدار ٣°-٤ ° م [٨٤].

التنظيم الحراري في الذكور
Thermoregulation in drones

لا تقوم الذكور بتنظيم درجة حرارة أجسامها جيدا كما في حالة الشغالات. ففي أثناء الطيران، قد تصل درجة حرارة صدر الذكر أعلى بمقدار عدة درجات مئوية، لأن الذكور أكبر حجما مع ارتفاع في كتلة الجسم بالمقارنة بالشغالات، وبالتالي فإن عضلات الطيران في الذكر تبذل شغلا أكبر. وهذا يعني أن عملية التبريد في الذكور تتم بمعدل أقل سرعة. ولأن الذكور لا تقوم بنشاط سروح، فإنها لا يمكنها تكوين قطرة الماء التي تؤدي إلى آلية التبريد بالتبخير، وأنها أقل قدرة على استهلاك الطاقة بالارتجاف للمحافظة على درجة حرارة الصدر عالية. هذه العوامل مجتمعة تحدد أوقات طيران الذكور وارتباطها بوجود درجات حرارة محيطة مناسبة للطيران.

خامس عشر: نقل الأحمال
Load carrying

عندما تقوم النحلة بعملية سروح ناجحة فإنها تجمع رحيق و/أو حبوب لقاح من عدد من الأزهار وتنقلهم عائدة إلى الخلية. ويلزم لنقل هذا الحمل زيادة في القوة واستهلاك للطاقة. ويزيد معدل الأيض في نحلة العسل في حالة الطيران المستقيم البطي، على هيئة علاقة خطية، عند زيادة كتلة الجس، التي ترجع إلى وجود كمية من الرحيق المحمولة [٨٦]. وينتج عن ذلك أن تكون درجة حرارة الصدر أعلى عندما تنقل النحلة حمولة بسبب تولد حرارة أيضية أكثر.

إلى أي مدى يمكن للنحلة أن تحمل فعليا؟. لقد وجد أن النحل الطنان يمكن أن يحمل رحيقا يقدر بضعف كتلة الجسم [٨٧]، بينما عادة تعود الزنابير لأعشاشها بحمل رحيق أو فريسة تزن ٥٠-٧٠٪ من وزن الجسم [٧]. هذا وقد تم قياس أقصى حمل لمجموعة كبيرة من الحيوانات ذات القدرة على الطيران (من بعض أنواع البق الصغير إلى الخفاش والطيور الكبيرة)، وذلك بربط مجموعة من الأحمال المتزايدة الوزن بأجسامهم وحثهم على الشروع في الطيران [٨٨]. وقد وجد أن جميع الحيوانات المختبرة يمكن أن ترتفع في الجو بأحمال تتراوح ما بين١٠ - ٣٠٠٪ من وزن أجسامهم، كما ظهر أن الطيور والخفاش تحمل أقل نسب من الأحمال، بينما تستعمل الحشرات، مثل أبو دقيقات وبعض أنواع الذباب، آلية الرفرفة والاندفاع Clap and fling mechanism لتدعيم عملية التحليق في الجو، وبالتالي فهي تحمل أعلى نسب من الأحمال. وقد لوحظ أن الحشرات أفضل من الطيور والخفاش في التحليق في الجو نظرا لأن أعلى نسبة من كتلة الجسم تشكل عضلات الطيران (٢٠-٥٠ ٪من كتلة الجسم بالمقارنة بأقل من ٢٠٪ في الحيوانات الفقارية). وحتى الآن، لم يتم قياس قدرة حمل الطيران في نحل العسل مباشرة، بالرغم من أن القياسات في حشرات أخرى تابعة لرتبة غشائية الأجنحة أظهرت أن قدرة حمل الطيران يتراوح ما بين ٥٠ - ١٠٠ ٪ من كتلة الجسم [٨١]، وقد ظهر من نتائج التجارب العملية أن النحل اللامع الأرجواني Orchid bees صغيرة الحجم يمكن أن يحمل في المتوسط حملا يصل إلى ٩٥٪ من وزن جسمه داخل كريات بلاستيكية [٨٩].



الشكل رقـم (١,٨). شغالة نحل العسل معرضة غدة ناسونوف. توجـد فتحات خارجية لعدد ٥٠٠ - ٦٠٠ خلايا قنوية على الغشاء بين الحلقي بين الصفيحتين الظهريتين للحلقتين البطنيتين السادسة والسابعة للنحلة.

الفصل الثامن:

الغدد : الإتصال الكيميائي وإنتاج الشمع

Glands :Chemical Communication & wax production

الحشرات، مثل الحيوانات الأخرى ، لها أنواع متباينة من الغدد التي تعمل إفرازاتها كرسل كيميائية ، وتلعب دورا حاسما في تنظيم وظائف الجسم؛ فمثلا تنظم منتجات الغدد الصماء Endocrine والغدد الصماء العصبية Neuro endocrine glands والأيض والاتزان البدني Homeostasis (المحافظة على ثبات البيئة الداخلية) والتناسل والنمو والتطور.

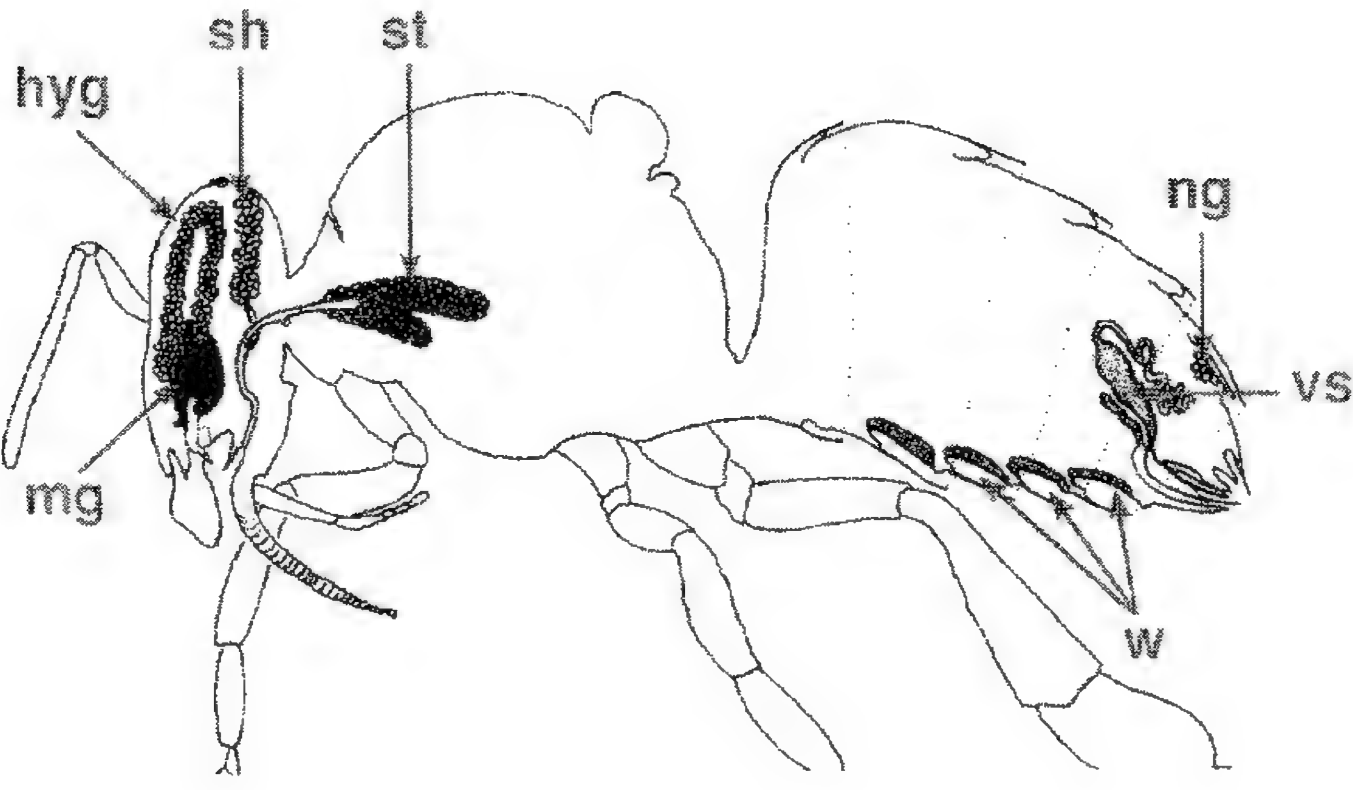
تتأثر معظم العمليات الفسيولوجية المتعددة بالهرمونات والببتيدات العصبية Neuropeptides التي تنتجها هذه الغدد بما فيها مستويات السكر في هيمولمف الحشرات الكاملة، وأيض الدهون ومستويات الدهون في الهيمولمف، والتوازن المائي، وقدرة القناة الهضمية على الانقباض، ونشاط القلب، وسلوك التناسل، وإنتاج البيض، ومعدل نضج الحيوانات المنوية، وجميع العمليات المعقدة الخاصة بالنمو والانسلاخ والتحول في الحشرات، تتحرر الهرمونات من غددها مباشرة في الهيمولمف ، وتحمل إلى الأماكن المستهدفة بواسطة هذا الوسط السائل مثل الهرمونات الببتيدية العصبية التي تفرز من الخلايا العصبية المفرزة للهرمونات أو من المحاور العصبية للجهاز الغدي الهرموني العصبي. وبالرغم من ملاصقة الهرمونات لمعظم أنسجة الجسم أثناء حملها في الهيمولمف، إلا أنها لا تؤثر إلا على المستقبل الخاص الذي يتأثر بهذا الهرمون بالذات. وقد وجد أن كمية الهرمون الذي تفرز في الدورة الدموية ، عموما ، قليلة جدا، كما تكون المستقبلات على الخلايا المستهدفة في غاية الحساسية له، مع وجود بعض الخلايا المستهدفة التي تستجيب لمستويات الهرمون التي تنخفض لتصل إلى ١٠ -١٢ مولر [١]. وكما هو الحال في الحيوانات الفقارية ، يمكن تقسيم هرمونات الحشرات إلى مجموعتين: المجموعة الأولى ؛ هي الهرمونات التي يمكنها النفاذية عبر سطح الأغشية الخلوية لجميع الخلايا وتعمل داخل الخلية ، أما المجموعة الثانية ؛ (وهي الغالبية) فهي الهرمونات التي لا يمكنها النفاذية عبر المكونات الدهنية لغشاء الخلية المستهدفة [١]. وتنتج المجموعة الثانية استجابات أكثر سرعة وتظل لفترة قصيرة، وهي تختص عموما بتنظيم عمليات الايض. وعندما ترتبط هذه الهرمونات بجزئيات البروتين المستقبلة على سطح غشاء الخلية، فإنها تقوم بتنشيط جزئ رسول بين خلوي، حيث يقوم الأخير بإنتاج سلسلة من التفاعلات الإنزيمية في الخلية التي تعمل على تضخيم تأثير هذا الهرمون. بهذه الطريقة يمكن للتركيز المنخفض من جزيئات الهرمون التي تسير في الهيمولمف أن تؤثر على عدة آلاف من التفاعلات الجزئية في الخلايا.

لا تستعمل الرسل الكيميائية في تنظيم البيئة الداخلية لحيوان ما فحسب، فعندما تفرز خارج الجسم فإنها تستعمل في الاتصال بالأفراد الأخرى من نفس النوع المتواجدين في البيئة المحيطة، وتعرف حينئذ باسم الفرمونات Pheromones. وقد تستعمل هذه الرسل الكيميائية في إحداث تداخلات بين الأفراد الذين ينتمون لأنواع مختلفة وحينئذ تصنف تحت اسم الألومونات Allomones ذات الأنواع المختلفة، حيث تعتمد على طبيعة هذا التداخل. وحديثا أصبح من الواضح أن الاتصال الكيميائي بين الأنواع المختلفة Interspecific وبين أفراد النوع الواحد Intraspecific يلعب دورا هاما جدا في حياة الحيوانات. ويبدو أن الفرمونات لها أهمية خاصة في الحشرات : فهي تفرز من فرد معين وتصل إلى فرد آخر من نفس النوع. وتؤثر إما على هيئة منبه سريع لسلوك معين في هذه الحشرة، أو كمركبات أولية تنتج تغيرات طويلة المدى في سلوك الحشرة. وفي الحشرات، تكون معظم الاستجابات للفرمونات من النوع الأول الذي يفرز على هيئة منبه سريع حيث يستخدم في بعض المهام مثل السلوك التحذيري Alarm behaviour والتوجيه Orientation وتنظيم العش Nest recognition والانتشار وتنظيم التزاوج mate recognition [٢]. أما النوع الثاني الذي تكون فيه الفرمونات على هيئة مركبات أولية تنتج تغيرات طويلة المدى فإنه يكون أكثر وضوحا في الحيوانات الثديية برغم أن فرمون الفكوك العليا في ملكة نحل العسل (الذي يستعمل كأساس جوهري للتحكم في الشغالات وفي تناسل الطائفة) هو مثال للنوع الثاني من الفرمونات التي يمكن أن يكون تأثيرها إما مثبطا أو منبها ، كما يظهر من فرمون الملكة حيث يقوم بتثبيط نمو مبايض الشغالات (لتكون إناث عقيمة) وتعمل على طيران الشغالات في عملية التطريد.

إن الإشـارات الكيميائية، وخاصـة الفرمونات، تلعب دورا أساسيا في تطور السلوك الاجتماعي المعقد للحشرات الاجتماعية الراقية مثـل نحل العسل والنمل الأبيض والنمـل. حتـى في مجموعـة الحشـرات الاجتماعيـة، يتفـوق نحل العسل في أجهـزة الاتصال الكيميائية المعقدة التي تؤسس وتنظم حياة جميع أفراد الطائفـة. وقد قـدر أن النحـل يفرز علـى الأقل ٣٦ فرمونـا مختلفـا [٣]. والنحـل غني بالغـدد المفرزة للفرمونات التي تفرز المركبات المخلقة فيها للخارج، ولذلـك فإن الغدد المفرزة للفرمونات تعتبر غدد قنوية ذات إفـراز خارجي Exocrine و فتحات سطحية تقع على أماكـن عديدة على السطح الخارجي للجسم؛ مثلا، علـى الأغشيـة بـين الحلقيـة Intersegmental membranes تحت الصليبات البطنية، وحول أجزاء الفـم والمنطقـة الشرجيـة والمنطقـة التناسلية وعلى الأرجل (الشكل رقم ٢,٨). وبطريقة ما، يمر إفراز هذه الغـدد القنوية عبر طبقات الجليـد المنيع للحشرة. ويبـدو أن هنـاك طريقتـين أساسيتين لتحقيـق ذلك. الطريق الأول لنقل الإفرازات إلى سطح الجليد، هي عن طريـق حـدوث انبعاج في الجليـد لينتج قنـوات ضيقة دقيقـة تمتد للداخل لتصل إلى الخلايا الغدية التي عادة تقع تحت طبقـة البشرة مباشرة. أمـا الطريق الثاني، الـذي يعتبر غـير مفهوم جدا حتـى الآن، وهو وجود الغدد المفـرزة بالقرب من المساحـات الجليدية التي تبدو مثقبة بثقوب دقيقة جدا، وبذلك يمكن للإفرازات أن تنفذ مـن الخلايا المفرزة للسطـح الخارجي للجليد [٤]. عند وصـول الفرمونات علـى السطح الخارجي للجسم، فإن معظمها يتطاير وينتشر في الهواء ويحمل بواسطـة الرياح إلى أماكن الاستقبال. وتتكون أماكن الاستقبـال مـن المستقبـلات الشميـة Olfactory receptors على قـرون استشعار الحشرات المستقبلة بالرغم من أنـه قد توجد مستقبـلات شمية أخرى على أجـزاء أخـرى مـن الجسم. وقـد وجـد أن بعـض الفرمونـات لا يتطايـر بسرعة، مثل فرمـون الملكة، ويعتقد أن هذه الفرمونات تمارس تأثيراتها من خلال المستقبلات الكيمائية بالملامسة Contact chemo-receptors الموجودة على قـرون الاستشعار (انظر الفصـل الأول) وسطح الجسم. وسيذكر فيما بعد كيفية انتقال فرمون الملكة خلال أفراد الطائفة.

معظـم فرمونـات الحشـرات مركبـات اليفاتيـة Aliphatic compounds، وتتكـون مـن سلاسـل مستقيمة أو متفرعة من ذرات كربون مشتقة من أحماض دهنيـة Fatty acids أو تربينات Terpenes، وكثير منها قـد تم تعريفها في النباتـات. غالبا، قبل ظهور المركبـات الناتجة عن الأيض، مثـل الشمع الموجود بجليد الحشرة، يمكن لهذه المركبات أن تتكون إما عن طريق فرمونـات أو مركبـات مركبـات نباتية طبيعية مثل تلـك المسؤولة عن روائح العامل النباتي، وقد تم عـزل هذه المركبـات الأخيرة. ويتـم التحكم في عبير فرمـون ناسونـوف Nasonov pheromone المستسـاغ في النحلـة (سـوف يناقـش فيمـا بعـد) بالروائح النباتية. فأحد مكونات هذا الفرمون مركب جيرانيـول الكحولي Alcohol geraniol، وقد اشتق هـذا الاسم من نبـات إبرة الراعـي Geranium ذو الرائحة الوردية الجميلة هو أيضا والمركب الفعال في زيت الـورود [٦]. كما يوجد كحول آخر في الفرمون يسمـى (إي – إي) فارنيسول (E,E),Farnisol وهو يستعمل ايضـا في صناعة العطور، مما يؤكد استخدام العطور النباتية ذات الروائح المستساغة. وتبدي كثير من المركبـات الفرمونية المرتبطة بآلـة اللسع روائح نباتية قوية مثل الياسمين.

عمومـا، يعكس تركيب وتطايـر مثل هذا الفرمون إثـارة الحشرات التـي تستقبلـه. فمثـلا، تستعمـل الفرمونات كمادة إغراء لجذب ذكور الحشرات للإناث



الشكل رقم (٢,٨). شكل تخطيطي لنحلة يبين مواضع بعض الغدد الرئيسية : الغدة تحت البلعومية (hyg)، غدد الشمع (w)، غدة ناسونوف (ng)، غدة الفك العلوي (mg)، كيس السم (vs) الغدد اللعابية الرأسية (sh) والصدرية (st)، الغدة الرسغية (tg).

نفس النوع من مسافات بعيدة كما هو الحال في كثير من الفراشات. وتحتاج هذه الفرمونات إلى فاعلية عالية وتخصص ضيق. وتظهر فاعلية هذه الفرمونات من خلال الحقيقة التي تفيد أنه توجد غدد صغيرة نسبيا في إناث الحشرات تقوم بإنتاج كمية محددة من الإفراز الذي يمكنه جذب الذكور من مسافات طويلة قد تصل إلى ٢كيلومترا في بعض الأحوال. وتتميز الأعصاب المستقبلة للفرمون الجنسي في الذكور بأنها ذات حساسية عالية جدا للجزئ الذي يتوافق معه. ويعتبر وجود قليل من البيكوجرامات Picograms من مكون الفرمون المنبه في الهواء كافيا لزيادة معدل الإثارة للخلايا العصبية المستقبلة في الذكر [٧]. وقد أظهرت الدراسات التفصيلية للخلايا المستقبلة للفرمونات الجنسية على قرون الاستشعار لذكر فراشة دودة القز *Bombyx mori* أن موجات من حوالي ١٠٠ جزئ من الفرمون لكل سطح مستقبل معرض لكل ثانية، يؤدي إلى زيادة معنوية في معدل النبض نتيجه الإثارة. وعموما، تعطي فراشات دودة القز استجابة سلوكية للفرمون المعروف باسم البومبيكول Bombykol عندما يحتوي تيار الهواء على ٢٠٠ جزئ من هذا الفرمون في السنتيمتر المكعب فقط. تحت هذه الظروف، فإن ٤٠ من ٤٠٠٠٠ خلية مستقبلة موجودة على قرون الاستشعار(والتي لها القدرة على استقبال الفرمون) سوف يصل كل واحدة منها موجة واحدة فقط في الثانية [٨]. وحيث أن التخصص له أهميته في الفرمونات الجنسية، فإنه يلاحظ أن الأوزان الجزئية للمركبات المستخدمة تكون كبيرة بالنسبة للفرمونات عموما. فالمركبات التي تحتوي كل منها على عدد ذرات كربون قليل، مثلا أقل من خمس ذرات، لا يمكن لها أن تنتشر في طرق مختلفة لتزود الجزئ المميز لعدد كبير من الأنواع. ومن ناحية أخرى، لا يمكن للجزيئات أن تكون كبيرة جدا ومعقدة أو تصبح صعبة وغالية الثمن عند تصنيعها للحشرات وليس لها قدرة عالية على التطاير. وفي الحشرات التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة (أبو دقيقات والفراشات)، حيث تم اختبار فرمونات عدد كبير من الأنواع، وجد أن هذه الفرمونات تحتوي على عدد يتراوح ما بين ١٠ - ١٧ ذرة كربون [٩].

إن الاحتياجات الكيميائية للفرمونات التي تتعلق بالانجذاب الجنسي، خاصة من مسافات طويلة يختلف اختلافا بيناً عن الفرمونات التي يجب أن تؤثر تأثيراً سريعا على المكان المجاور بالتشويش والإقلاق. وفرمونات التحذير في الحشرات من هذا النوع، حيث تقوم بالتحذيرعامة من خلال الإقلاق في حيز محدود. هنا يكون الاحتياج لتفاعل الحشرات مع حركة سريعة وتنبيهها إلى مكان انطلاق الفرمون ضروريا، ثم المحافظة على هؤلاء الأفراد في المكان لحين التعامل معهم، ويلي ذلك التوقف السريع عن الاستجابة. معظم الفرمونات التحذيرية في الحشرات الاجتماعية ليست متخصصة لنوع الحشرات، ويبدو أن لها ميزة في الطائفة، حيث يكون لأفراد هذه الطائفة القدرة على قراءة الإشارات التحذيرية التي تأتي من الأنواع الأخرى وخاصة تلك الأنواع التي تعتبر خطراً على حياة أفراد الطائفة. وليس هناك حاجة لوجود جزيئات كبيرة ومعقدة من هذه الفرمونات، لذلك فإن معظم الفرمونات التحذيرية تكون جزيئات صغيرة وبسيطة نسبيا. وتظهر الفرمونات التحذيرية على أنها عالية التطاير، وتنتشر تحت التركيز العتبة(الحد الحرج من التركيز) خلال ٢ - ٣ دقائق، وبذلك يتاخم الهدف وتصل إليه في الوقت المناسب. في حالة الحشرات الاجتماعية، يختلف القلق والتشويش بين الطوائف ومن الطبيعي أن يتعلق ذلك بالشغالات في هذه المنطقة. فإذا كان الفرمون على درجة عالية من الثبات، فإن شغالات أكثر فأكثر سوف تقع في دائرة انتشاره، وتظل مساحات كبيرة من البيئة المحيطة في حالة تحذير مستمر.

تعتمد الحشرات الاجتماعية (التي تنظم حياتها بطرق كثيرة من خلال الاتصالات الكيميائية) على وجود عدد كبير من الرسل الكيميائية، وعلى قدرتها على نقل وتوصيل الإشارات المختلفة الدقيقة بهذه الفرمونات. وكلما تم التعرف على فرمونات أكثر وأكثر، كلما تم تحليل مكوناتها ووصف سلوكياتها التي تظهر نتيجة تأثير كل مكون من مكونات الفرمون. وقد أصبح من الواضح أن الحشرات الاجتماعية لها القدرة على استخدام فرمون واحد لتسهيل حدوث وظائف متعددة. لقد لوحظ اقتصاد واسع الانتشار في فرمونات الحشرات التابعة لرتبة غشائية الأجنحة حيث تنظم تنمية وتطور هذه الاتصالات متعددة الجوانب كأحد نظم التطوير الأساسية في ظهور الشكل الاجتماعي [١١]. ويعتبر فرمون الملكة في نحل العسل المثال

الأولى للفرمون متعدد الوظائف Multifunctional pheromone الـذي يستعمـل في مختلـف النواحي الاجتماعيـة. ويعمـل هـذا الفرمون كجـاذب جنسي وكمثبط لنمـو مبايض الشغـالات ولنشـاط الشغالات أيضـا لبناء البيوت الملكية، كمـا له تأثير مهدئ داخل الخليـة حيث أن وجوده دائمـا يؤكد على وجود الملكة داخـل الطائفـة. بالإضافة إلى ما سبـق، فإن وجود فرمـون الملكـة في وجود فرمـون ناسونـوف الذي تفـرزه الشغالات، يـؤدي إلى ظهور صفـات التطريد لمدى قصير، ويعتبر ذلك مثلا على وجود فعل تنشيطي لنوعين متباينين من الفرمونات المفرزين من نموذجين مختلفين من نماذج الطائفة (الملكة والشغالات) لإظهار سلـوك معيـن [١٢]. وتعمـل الفرمونـات متعـددة الوظائف عادة بالاتحاد مع بعض المكونات الأخرى، مـع احتياجهـا إلى نسبة خاصـة من هـذه المكونات لتحفيـز مرحلـة خاصة مـن سلسلة سلوكيـة متعاقبة. وتطلق بعض الفرمونات متعـددة المكونات سلسلة من الخطوات في هذا السلـوك. وكمثال على ذلك ما يظهر على النمـل الأفريقـي *Oecophylla longinoda*، حيـث تنطلق المكونـات المتعددة لإفراز غـدد الفكوك العليا في تصاعـد تدريجي للاستجابات كما يحدث عند اقـتراب النمـل مـن عـدوه [١٣]، [١٤]. والأربعـة مركبات كيميائيـة الموجودة لها درجـات مختلفة من التطايـر، لذلـك فإنهـا حينمـا تفـرز بواسطـة النمل التحذيري فإنها تنتج مناطـق نشطة مختلفة. فشغالات النمل المواجهة للمـكان الأقصى يتم تحذيرها بواسطة الهكسانـال Hexanal وتظهـر سلـوكا تحذيريا حيث يسبب ذلك قيام هـذه الشغالات بنشاط حركي اعتباطي متزايـد، و يؤدي ذلـك إلى انتقالهـا إلى المنطقة التي تليها حيـث تواجـه ١ - هكسانـول (Hexanol-1) الذي يجذبهـا ويسبب حركتها عبر هـذه المادة، حيث يتـم تنبيههـا بواسطـة مركب٣-أنديكانـون (undecanone-3) الـذي ينبـه هـذه الشغـالات للهجوم. وأخيرا تواجه الشغالات المركب الرابع ٢ - بيوتيـل ٢-أكتينـال (Butyl-2 octenal-2) الذي يثير غريـزة العض Biting وتوجـد أمثلة أخرى على الفرمونـات متعـددة المكونـات في هـذا الفصل وفي الفصل التـاسع.

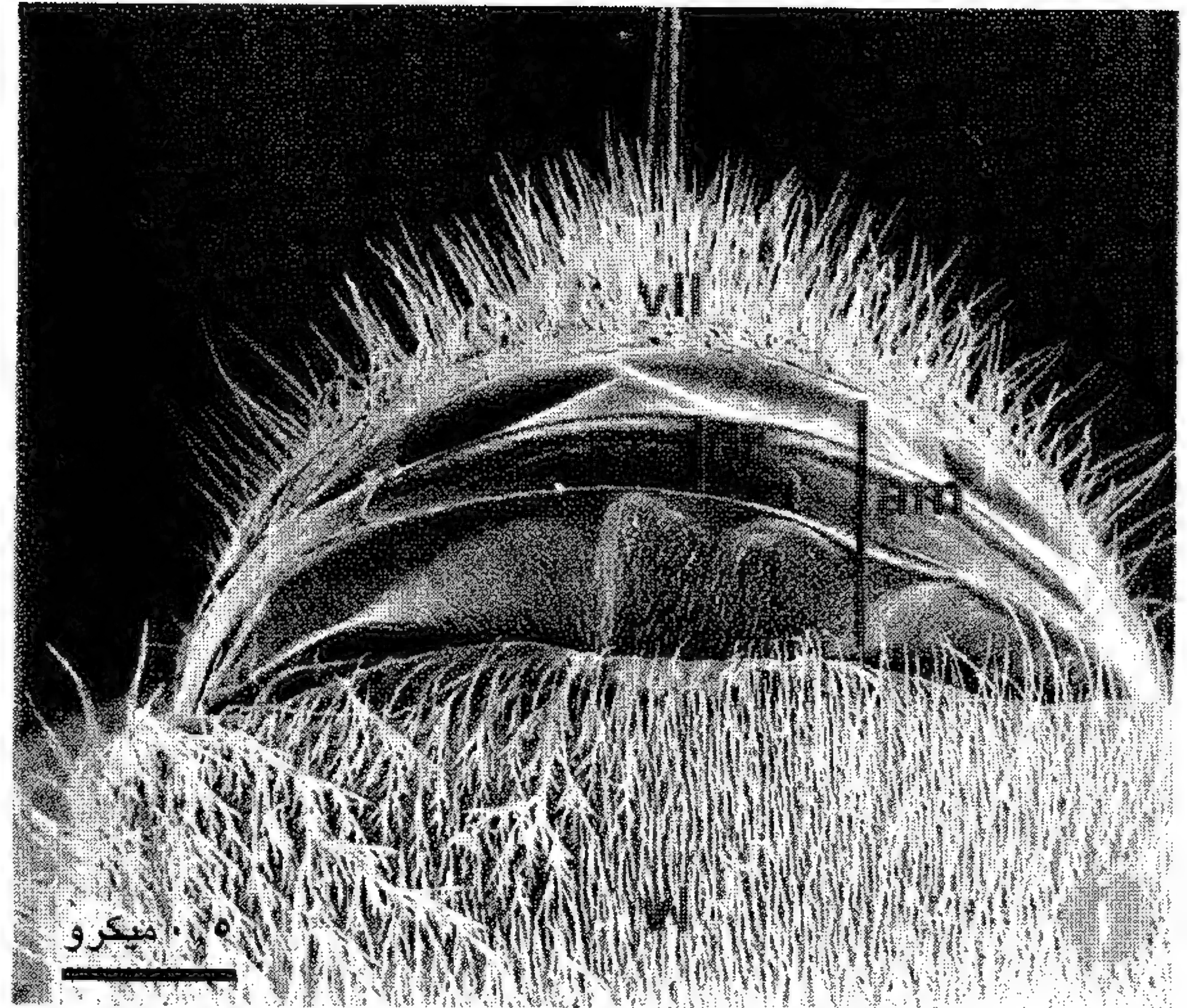
يوجد أيضا بالحشرات غدد ذات قنوات خارجية لا تفـرز فرمونات، ولكنهـا تنتج مركبـات أخرى تفرز خارج الجسم و تستعمـل بعض المركبات التي تنتج في الغدد ذات القنوات الخارجية في الاتصال بين الأنواع المختلفـة Interspecific communication، مثل محتويات غـدد السم في شغالات نحل العسل. وتتضمن إفرازات غدد ذات قنـوات خارجية أخرى الغدد تحت البلعوميـة Hypopharyngeal glands أو غـدد الفكـوك السفلـى Maxillary glands التي تنتج غذاء اليرقـات، والغـدد اللعابيـة Salivary glands الموجـودة في الرأس والصدر، و غـدد خلف الخد Postgenal glands أو الغـدد تحـت الفميـة Hypostomal glands، وغـدد الشمـع Wax glands. وسـوف نتعرضـ بالتفصيل في هذا الفصل لثلاثـة أمثلـة مـن الغـدد ذات القنـوات الخـارجيـة Exocrine glands وهي غدة ناسونوف Nasonov gland والغـدة الرسغيـة Tarsal gland وغدة ذات إفراز فرموني وضروريـة في حياة الطائفة وهي غدة الشمـع Wax gland، مع ملاحظـة أن بعض وظائف غـدد الفكوك العليا سوف نتعرض لهـا بالدراسة فيما بعد عند الحديث عن فرمون الملكة في هذا الفصل، وأن وظائف الغدد تحت البلعوميـة والغدد اللعابية قد سبق ذكرها في الفصل الخامس.

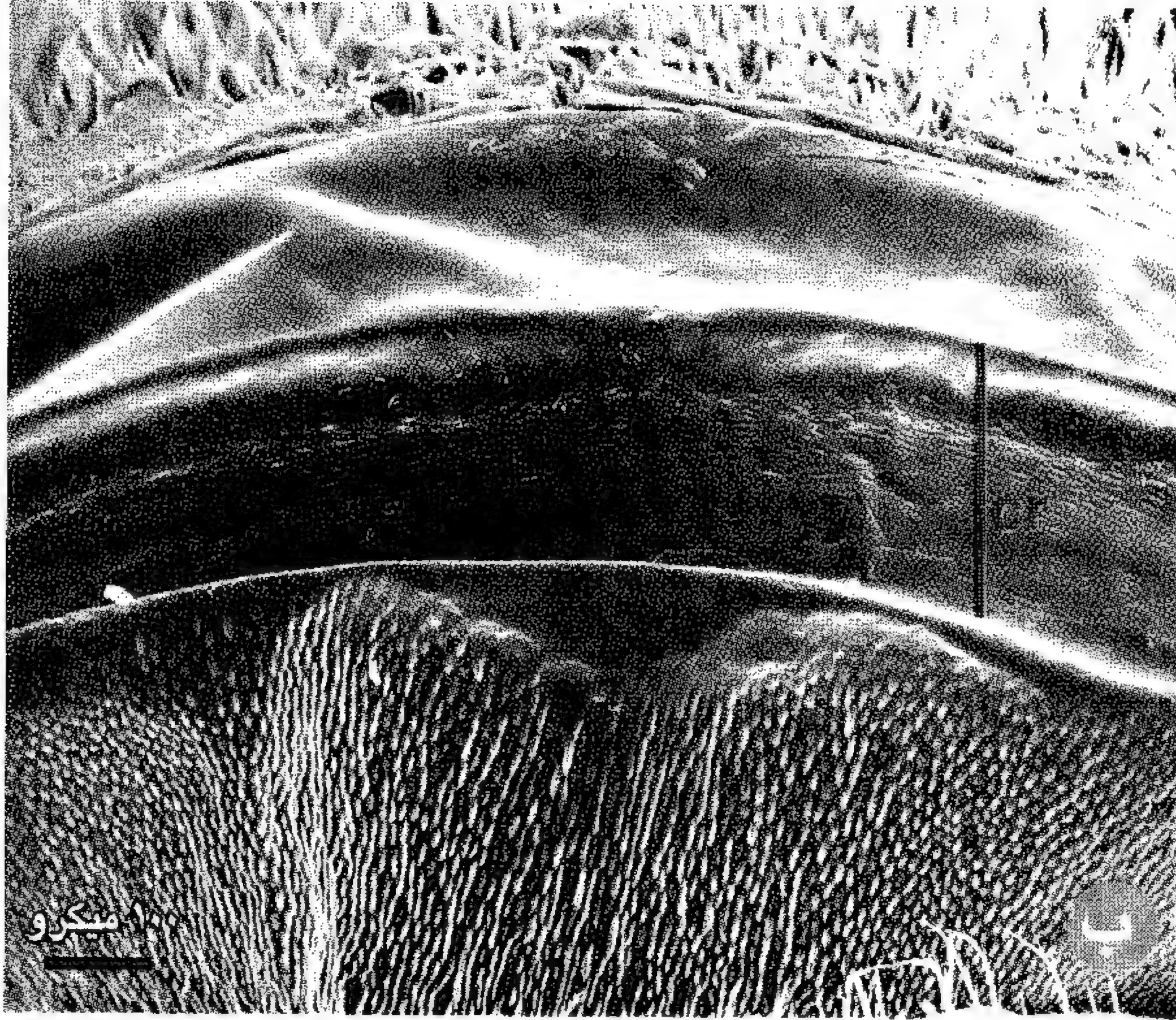
أولاً: غدة ناسونوف
Nasonov glands

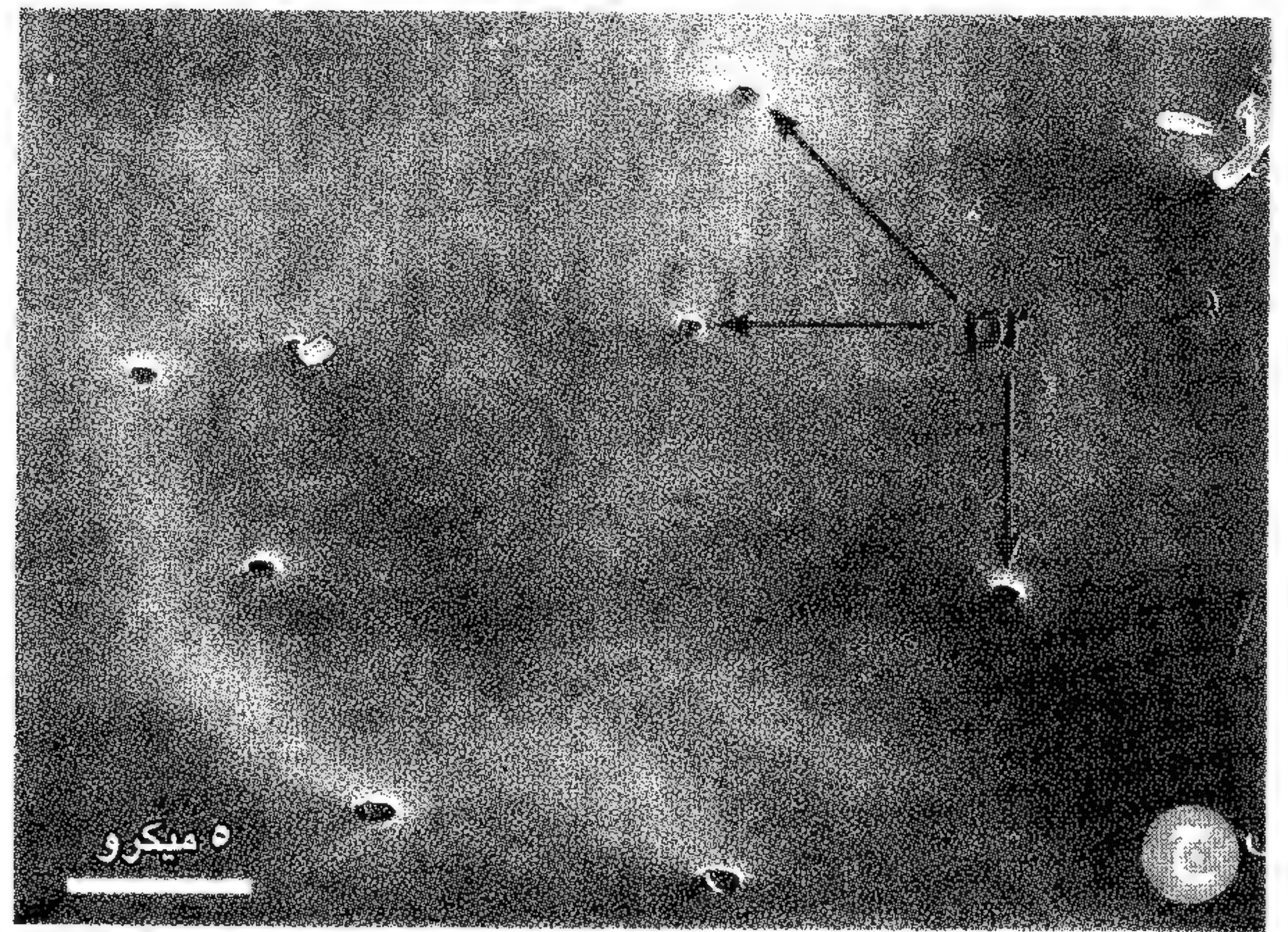
يرتبـط فرمون ناسونوف الذي تنتجه شغالات نحل العسـل ببعض نواحي السلـوك. فهو يستخدم في جذب طـرد النحل إلى مكان العش المناسب، ويتأكد من أن الملكة والشغالات المصاحبـة لها قد دخلت في المكان الجديـد وظلت به. كما يفرز هذا الفرمون أيضا عندما يخطئ النحل الصغير في اتجاه طيرانه أو عندما يتغذى النحل في غذايات تحتوي علـى محلول سكري عديم أو منخفض الرائحـة. كما يمكن استخدام هـذا الفرمون لتعليم مصادر المياه عديمة الرائحة [١٥].

تركيب الغدة
Structure of the gland

تقع غـدة ناسونوف ذات الرائحة تحت شريط رقيق واهن من الجليـد الذي يشكل الجزء الأمامي من الحلقة البطنية الأخيـرة (الترجة السابعـة) [١٦] (الشكل رقم ٨،١). والجليـد هنا يكـون غير مدبـوغ كباقي جليد الترجـة. وتقع خلايـا غـدة ناسونوف تحـت الجزء الأمامي من هذا الشريط الجليدي حيث تفتح قنواتها في







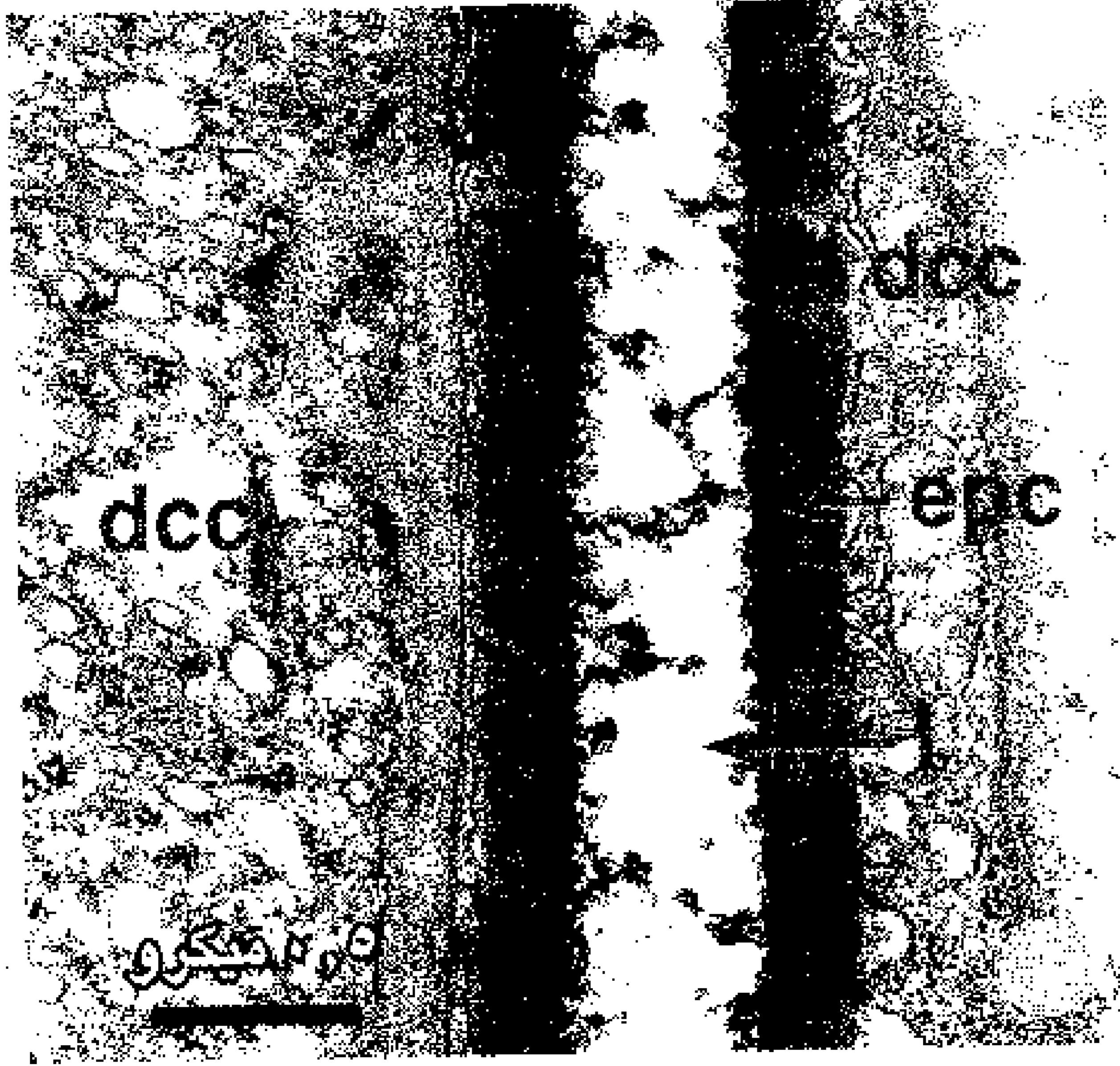
الشكل رقم (٣, ٨). فتحات خلايا غدة ناسونوف بين الصفيحة الظهرية الرئيسية للحلقتين البطنيتين السادسة والسابعة لشغالة نحل العسل.

(أ) منظر البطن في المنطقة بين اتصال الترجتين البطنيتين السادسة والسابعة. تم إظهار منطقة البلورا الغشائية بين الحلقتين لبيان القناة أو الحلقة الموجودة التي تفرز فرمون غدة ناسونوف من خلال القنوات الثقبية للخلايا القنوية لاحظ الغشاء بين الحلقي البطني (am)، والمنطقة القنوية (cr).

(ب) كما سبق، ولكن بدرجة تكبير أعلى لإظهار المنطقة القنوية (cr) حيث تخرج القنوات الثقبية ويمكن رؤية القنوات الثقبية كنقط دقيقة على السطح في هذه المنطقة.

(جـ) مساحة من الجليد في المنطقة القنوية يبين فتحات القنوات الثقبية للخلايا القنوية (pr).

قناة عميقة تتخلل الشريط (٣-٨). عادة، لا تبدو هذه المنطقة مرئية حيث تتداخل مع الحلقة السابقة (الترجة السادسة) ولكن عندما تمدد النحلة طرف بطنها فإن الغدة تظهر بوضوح مع الغشاء البين حلقي بين الترجة السادسة والترجة السابعة (الشكلين رقم ٨,١ ؛ ٨). تشتق الغدة (الشكل رقم ٨,٤ أ) من الطبقة الخارجية للبشرة، وتتكون من حوالي ٥٠٠-٦٠٠ خلية غدية منفصلة، كل واحدة لها خليتها القنوية مع عدد من الأجسام الدهنية والخلايا الخمرية [١٧]، [١٨]. ترتبط الخلايا الدهنية أساسا بالأنشطة الايضية في الحشرات، وتتضخم بتخزين الدهون والجيلكوجين ونادرا ماتخزن البروتينات فيها. وتعتبر الخلايا الخمرية Oenocytes خلايا كبيرة الحجم جدا، وتختص بإفراز البروتينات الدهنية Lipoproteins. ولم يتم تحديد الأدوار التي تؤديها نوعي الخلايا في نشاط غدة ناسونوف. وتوجد عدة أنواع من الخلايا الغدية في الغدد ذات القنوات الخارجية وتصنف طبقا للعلاقة بين الخلايا الموصلة للسطح الخارجي للجليد وطرق خروج الإفرازات الغدية [٤]. ويمكن تحديد خلايا غدة ناسونوف بوجود كل ثلاث خلايا مع بعضها، وتوجد خلية قنوية تقع بين الخلية الغدية والسطح [٤]. وتحتوي هذه الخلية الدقيقة (الشكل رقم ٨,٤ ب ؛ ج) على قناة جليدية تحد بطبقة فوق الجليد وتحاط بأنبوبة دقيقة من السيتوبلازم وتفتح القناة على سطح الجليد (الشكل رقم ٨,٤ د) وتنفذ إلى الخلية الغدية من نهايتها الأخرى (الشكل رقم ٨,٤ هـ؛ و)، تدخل القنوات الخلايا عند منطقة تعرف باسم العضو النهائي أو الجراب Ampulla. تحمل بطانة القناة مجموعة من الزوائد الأصبعية أو الحجرات التي تستمر داخل الخلية لمسافة قصيرة. وتبدو إفرازات الخلية الغدية مارة خلال خملات دقيقة Microvilli في منطقة المخزن الذي يشبه الكيس، والذي يحيط بنهاية



الشكل رقم (٤ , ٨). غدة ناسونوف.

(أ) شكل تخطيطي يبين قطاع خلال خلية قنوية واحدة. (مكونات خلية غدية لغدة ناسونوف) تظهر الخلية القنوية (dc) موصلة بين الخلية الغدية والمنطقة القنوية للجليد بين الحلقي في البطن. تنتهي النهاية البعيدة للقناة في الخلية الغدية من خلال مجموعة من الزوائد التي تشبه الأصابع. لاحظ الجراب (a)، المخزن (r)، الخلية الغدية (gc)، نواة الخلية (n)، خلية البشرة العليا (e)، اتصال خلوي (sj)، فتحة قناة ثقبية لخلية قنوية (pr)، منتج إفرازي (sp).

(ب) قطاع طولي في خلية قنوية على مستوى الرمز (y) في الشكل (أ) يبين الحدود فوق الجليدية الرقيقة للقناة (epc) وسيتوبلازم الخلية القنوية (dce) لاحظ تجويف القناة (L).

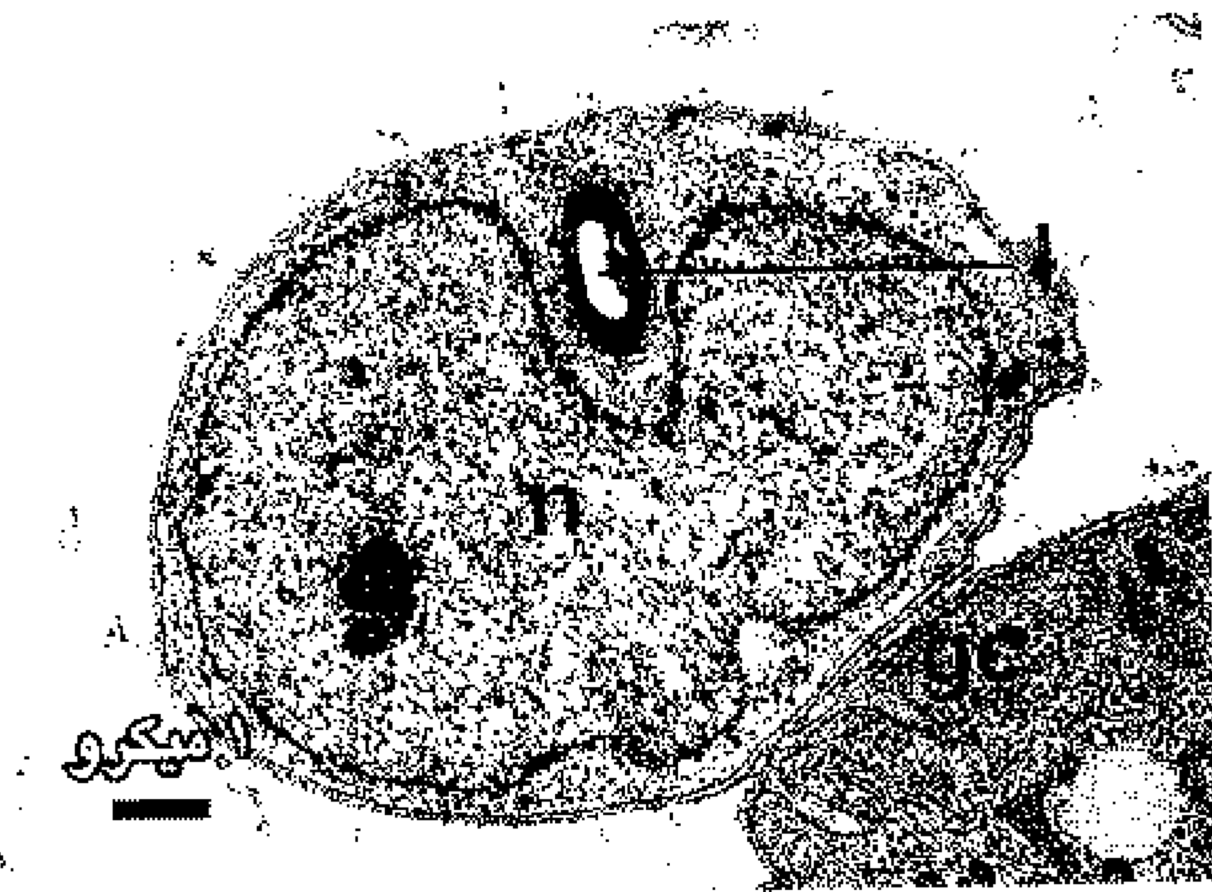
(ج) قطاع عرضي على مستوى (x...x) في الشكل (أ) لخلية قنوية في منطقة النواه. يحاط فراغ القناة بفوق الجليد. لاحظ الجزء من الخلية الغدية (gc).

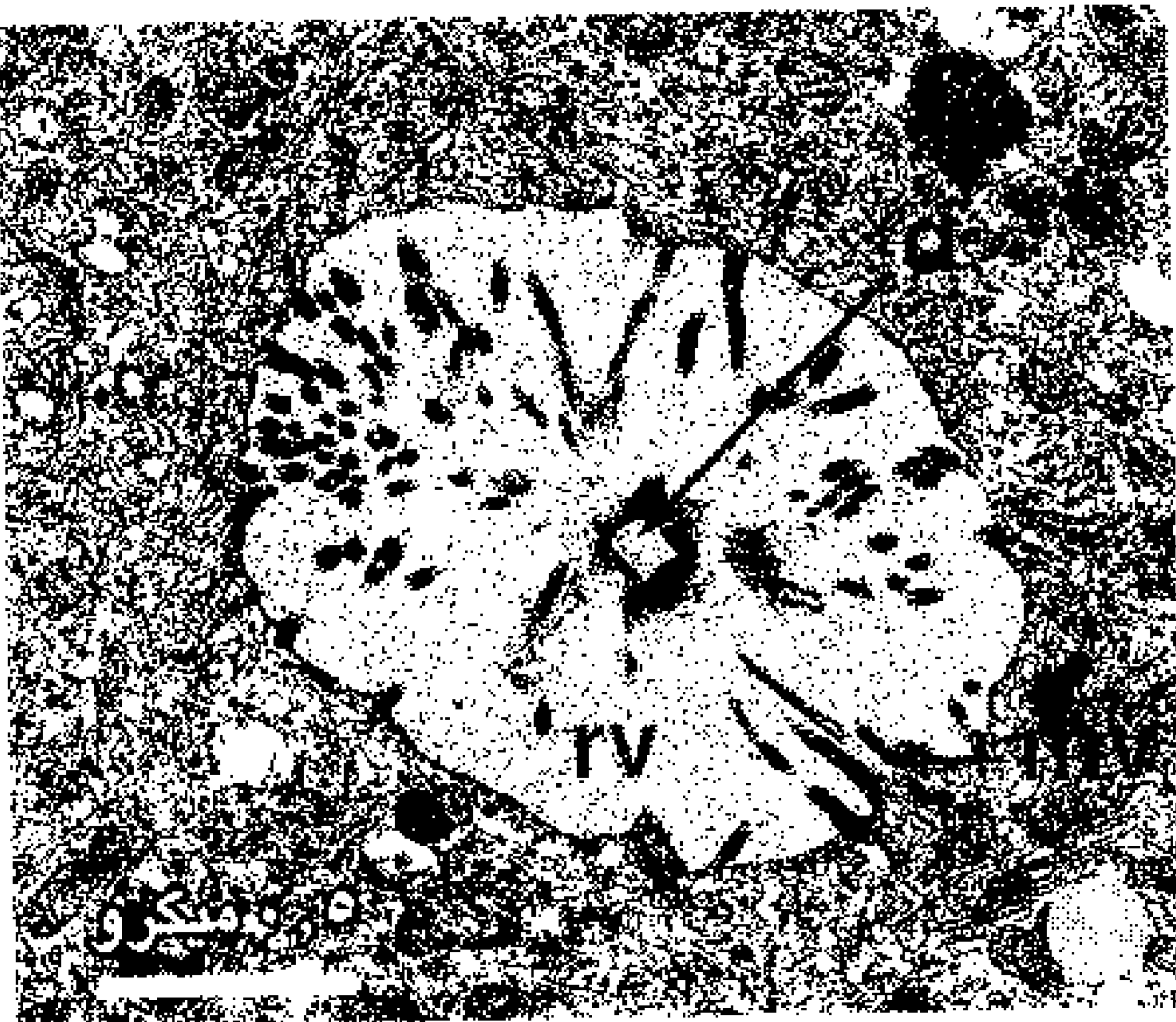
(د) قطاع خلال الجليد (c) للغشاء البطني في منطقة القناة (cr) يبين قناة ثقبية (pr) تحد بفوق الجليد المرتبطة بفتحتها

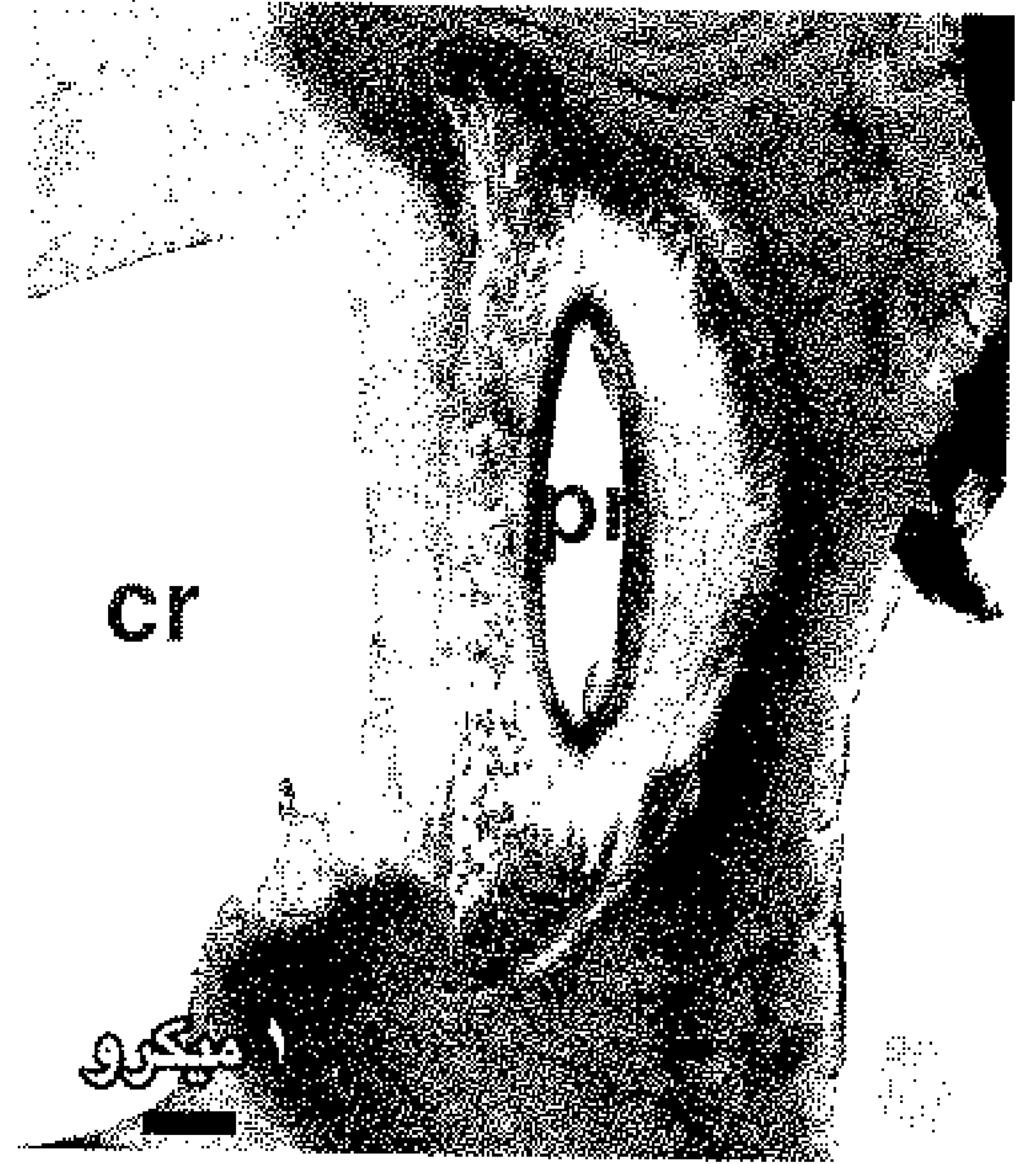
(هـ) منطقة الملامسة بين خلية قنوية وخليتها الغدية (gc). لاحظ الاتصال بين الخليتين.

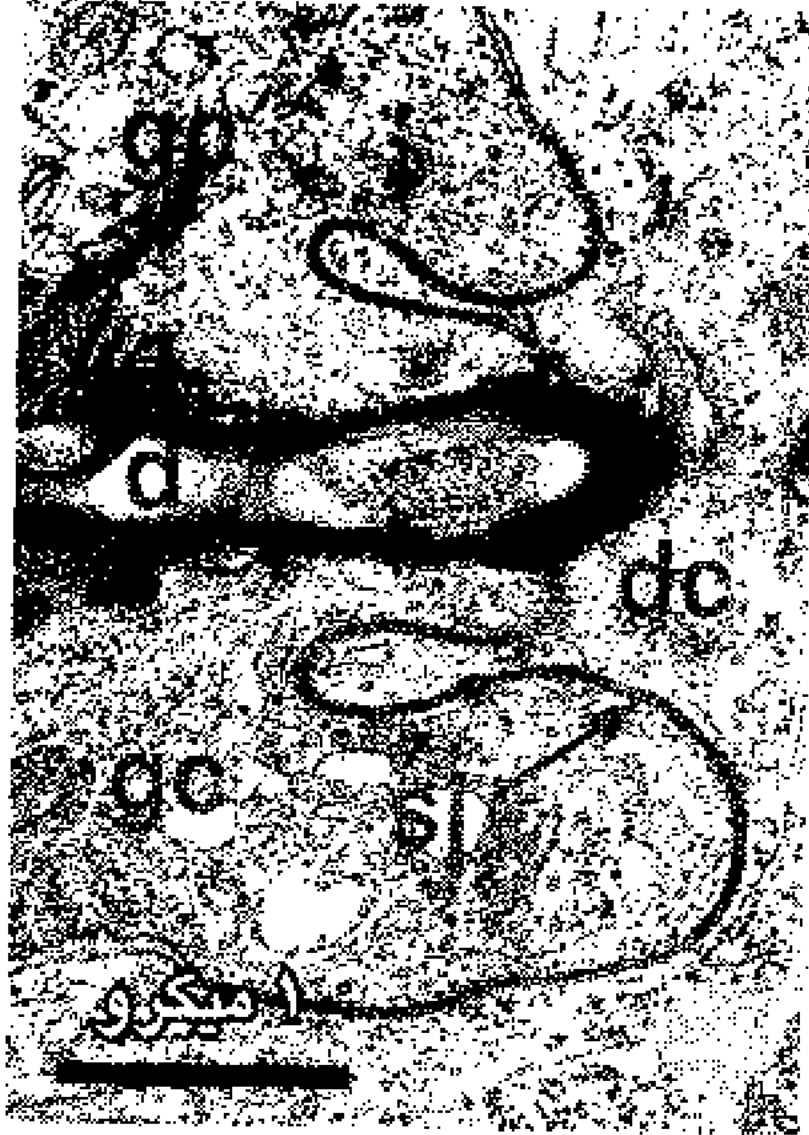
(و) قطاع عرضي خلال المنطقة الوسطى للجراب حيث تظهر الزوائد التي تشبه الأصابع (fp) والتي تتقاطع عرضيا محتوية على حزم من أنابيب دقيقة أو خملات دقيقة في سيتوبلازم الخلية الغدية (gc).

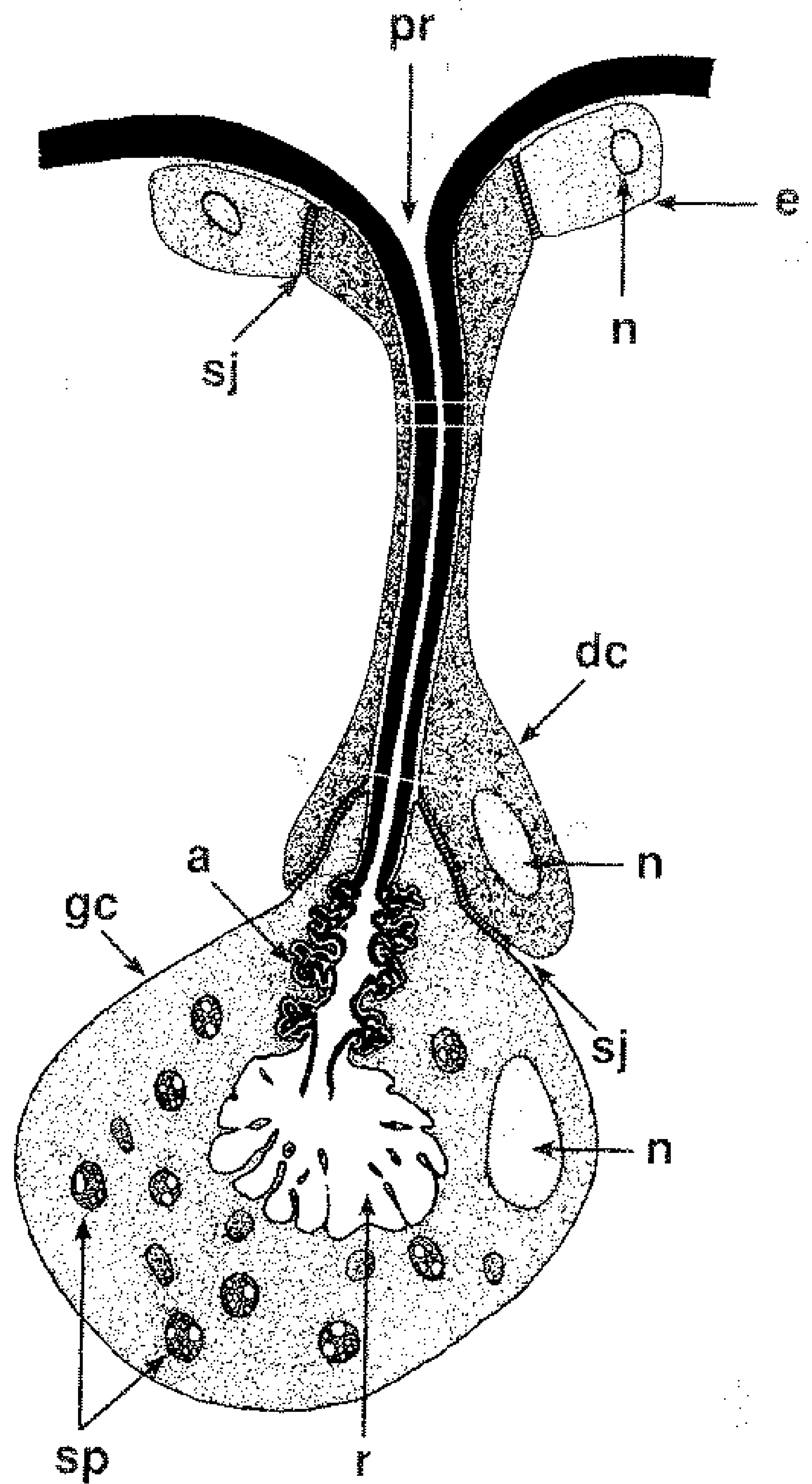
(ز) قطاع عرضي خلال فراغ مخزني يشبه الكيس (rv) وتظهر الخملات الدقيقة.

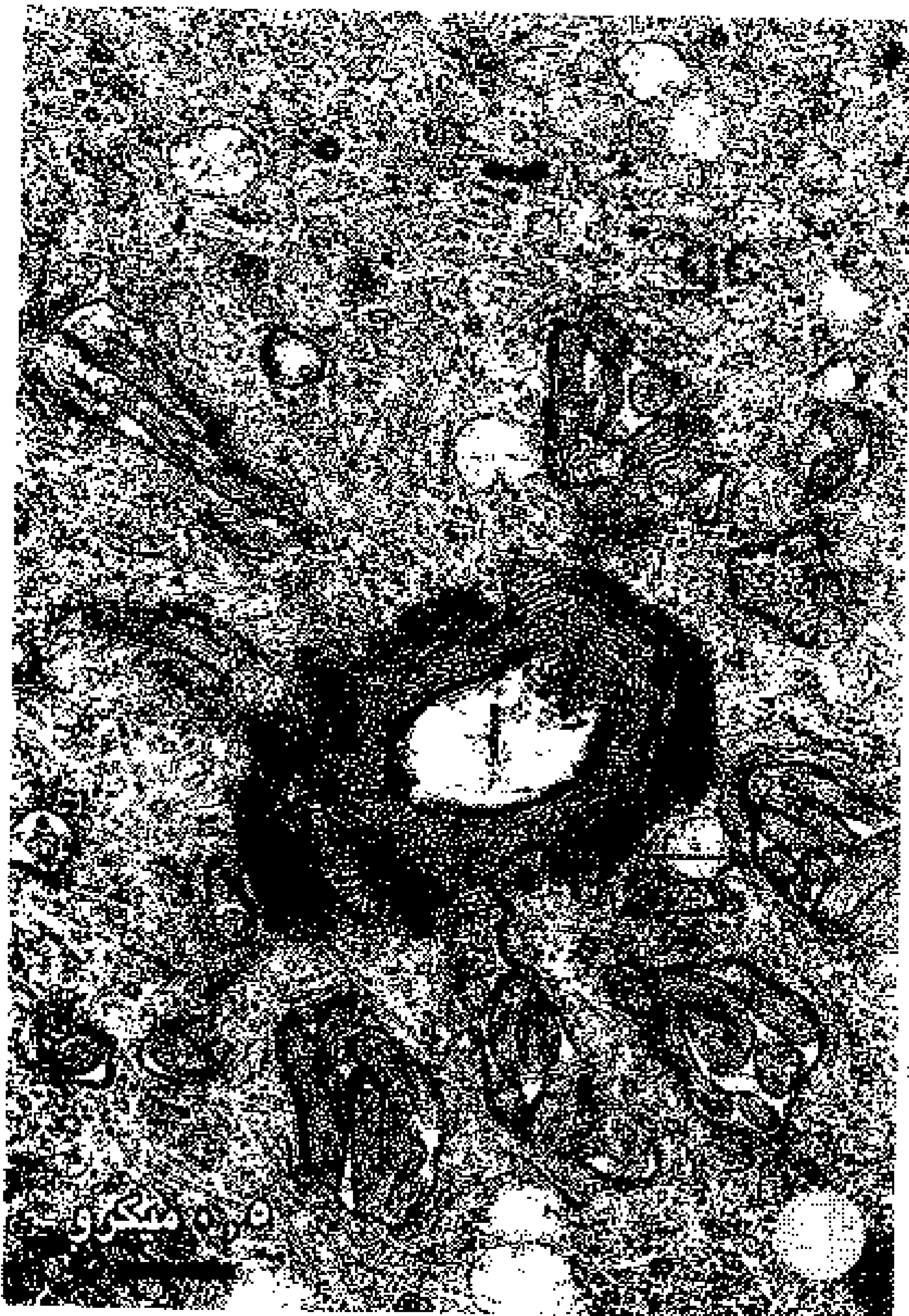


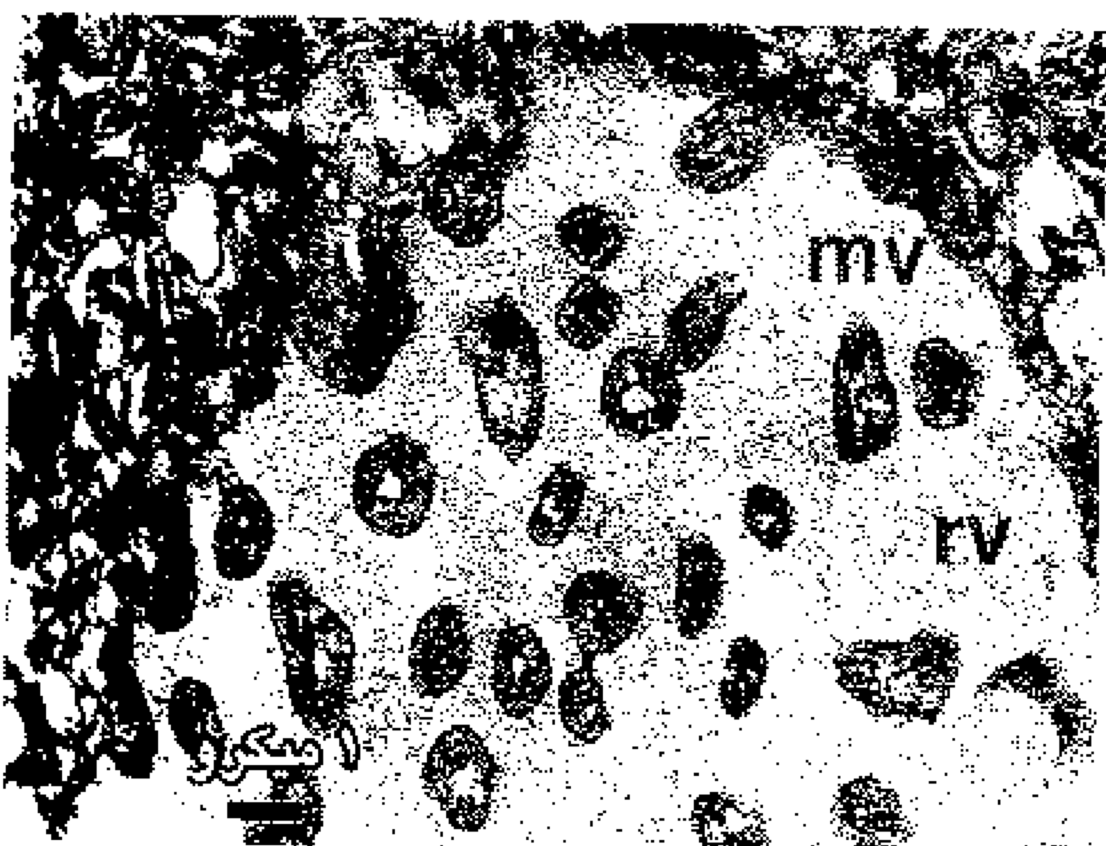



pr
cr
١ ميكرو


gp
d
dc
gc
sj
١ ميكرو


pr
e
n
sj
dc
a
n
gc
sj
n
sp
r


٠,٥ ميكرو


mv
rv
١ ميكرو

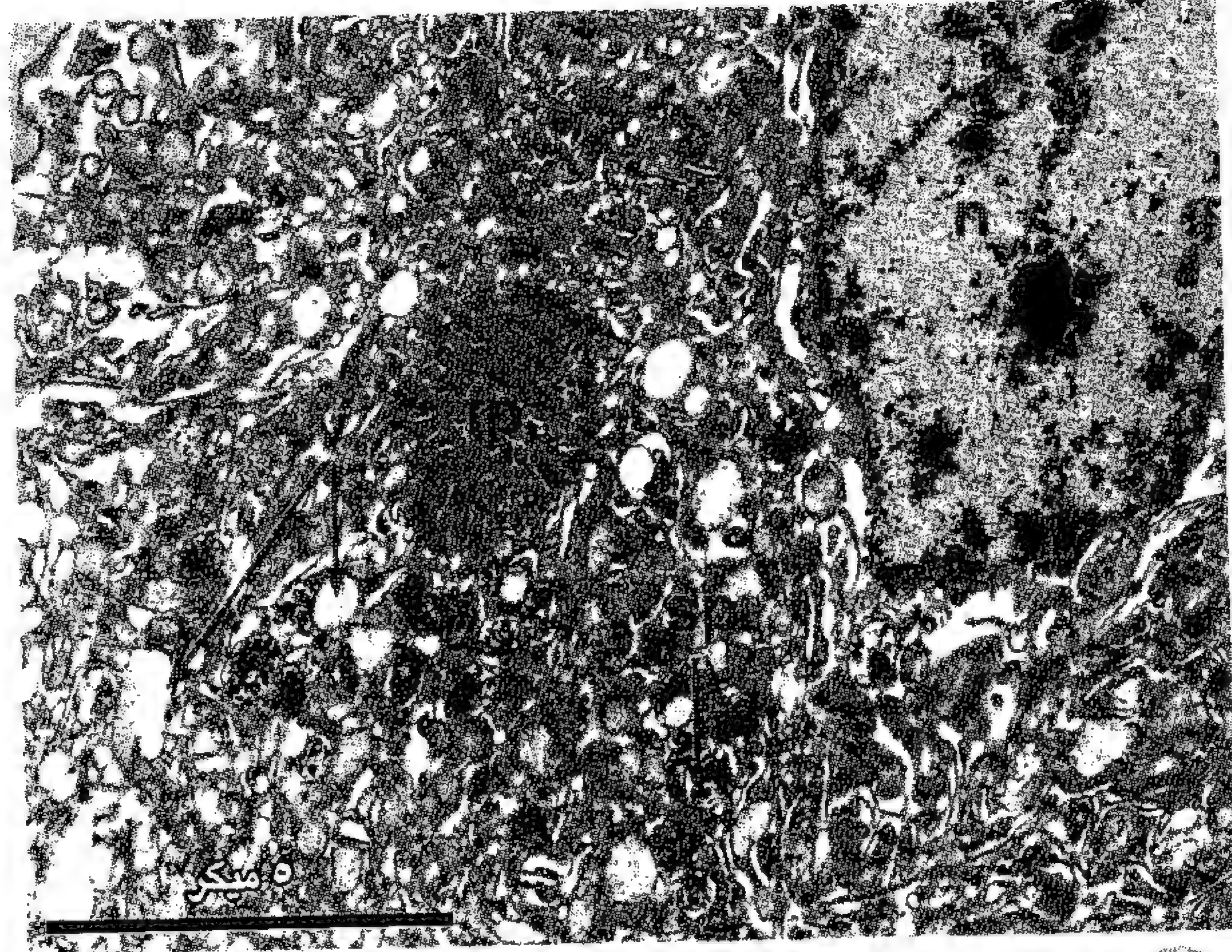
الجـراب ومنـه يمر عـبر الجـراب وفي القنـاة نفسها (الشكل رقم ٨,٤ ز؛ح). وتوجد كل من الخلايا النشطة وغير النشطة ظاهريا (الشكل رقم ٨,٦) في نفس العينة النسيجية.

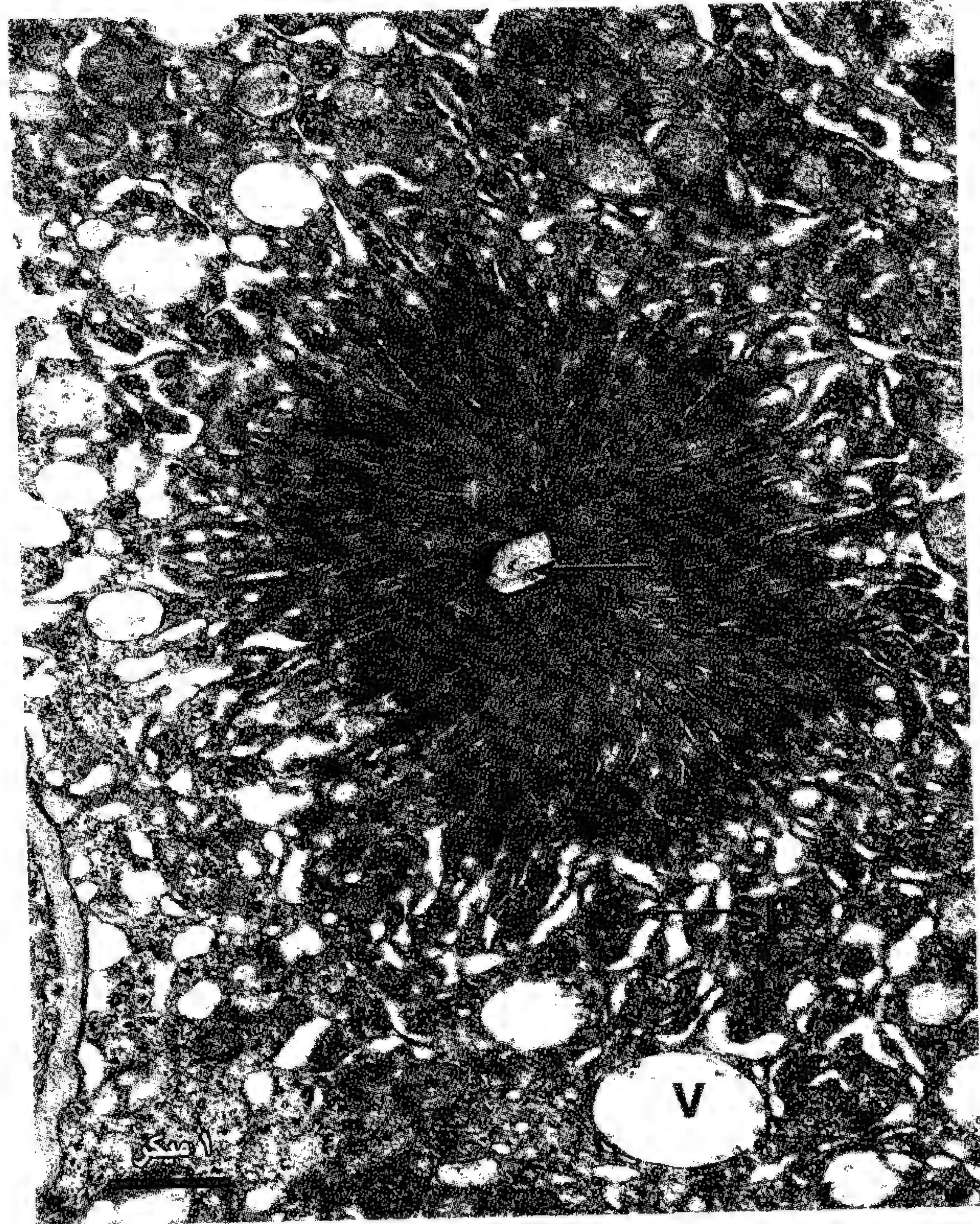
في العـذارى التـي عمرهـا ثلاثـة أيـام ، لاتصل الخلايا الغدية إلى كامل نموها وتطورها مع نقص في قنواتهـا (الشكل رقـم ٨,٧أ) وتحدد المنطقـة الغدية المكونـة في معظمها من خلايا طلائيـة عمادية بخلايا الأجسـام الدهنية. وعنـد وصول العـذراء إلى اليوم الخامس، تبـدو الخلايا الغدية متطـورة وتكون على اتصـال بالخلايا القنويـة التي تحتوي علـى القنوات (الشـكل رقـم ٨,٧ ب). وفي اليـوم السابـع تتصـل الخلايـا الغديـة كاملة النمـو بالسطـح الخارجي عن طريق القنوات (الشكل رقم ٨,٧ ج).

تركيب فرمون ناسونوف
Composition of Nasonov pheromone

تم بحث تركيب إفـراز غدة ناسونـوف وكيميائها الحيوية ببعـض التفصيل. وكما هو الحال في كثير من الفرمونـات، يتكـون هـذا الفرمـون مـن عـدد مـن المكونات. وقد عرفت سبعة مكونـات بتحليل الإفراز من حشرات منفردة بواسطـة كروماتوجرافيا العمود الغـازي الشعـري Capillary column gas chromatography الذي يحلل مكونات الخليط إلى قمم منفصلـة [١٩]. وتتضمـن هذه المكونـات أشباه التربينـات المخلقـة حيويـا Terpenoids وهـي: جيرانيول Geraniol، وحمض الجيرانيك Geranic acid ، وحمـض النيروليك Nerolic acid والنيرول Nerol ، إي - سيترال (E- citral)، وزد -سيترال (Z- citral)، و إي-إي فارنيسـول (E-E) Farnisol. ويدعـم هـذا النوع مـن التحليـل أيضا المعلومات عـن نسبـة المكونات المختلفـة في الخليط [١٩]. تختلـف الكميـة الكليـة للمكونـات الفرديـة الموجودة في النحل السارح بين الأفراد ولكن التناسب النسبي للمكونات المختلفة في الفرمون تظل كما هي.

ويختلـف تركيز الأفراد باختلاف العمر. وقد وجد أن النحـل حديث الخروج ينتج إما قليل من الجيرانيول Geraniol أو لا ينتـج إطلاقا، كما لا يوجد إي -إي فارنيسـول Farnisol (E-E)، وتـزداد كميـات كل المكونـين بزيـادة العمـر. فمثـلا، وجـد حـوالي





الشكل رقم (٨,٥). قطاع يبين خلايا مفرزة نشطة في غدة ناسونوف

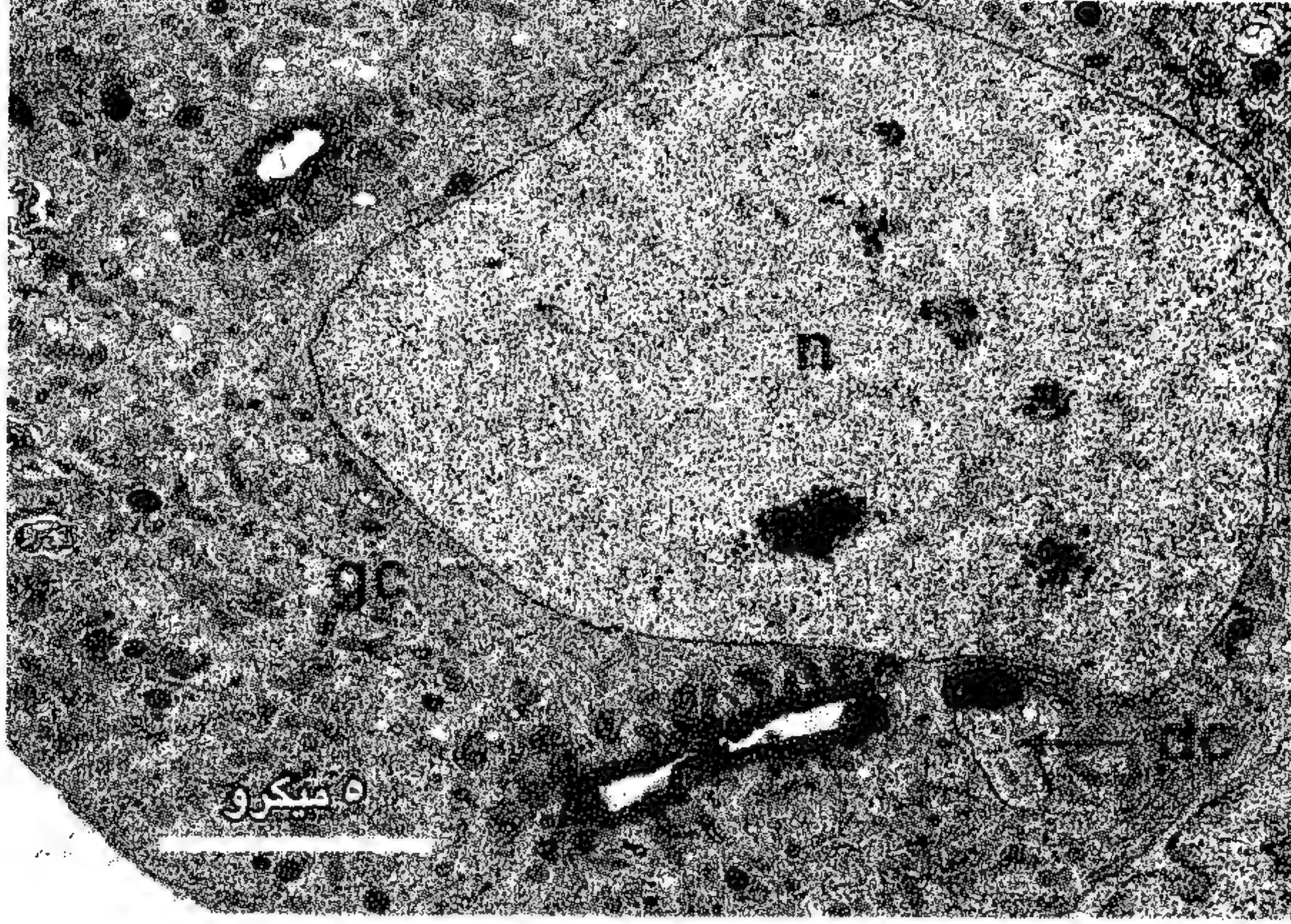
(أ) خلية نشطة يظهر بها النواة (n)، فراغات صغيرة (V)، ومنتجات إفرازية متراكمة (sp).

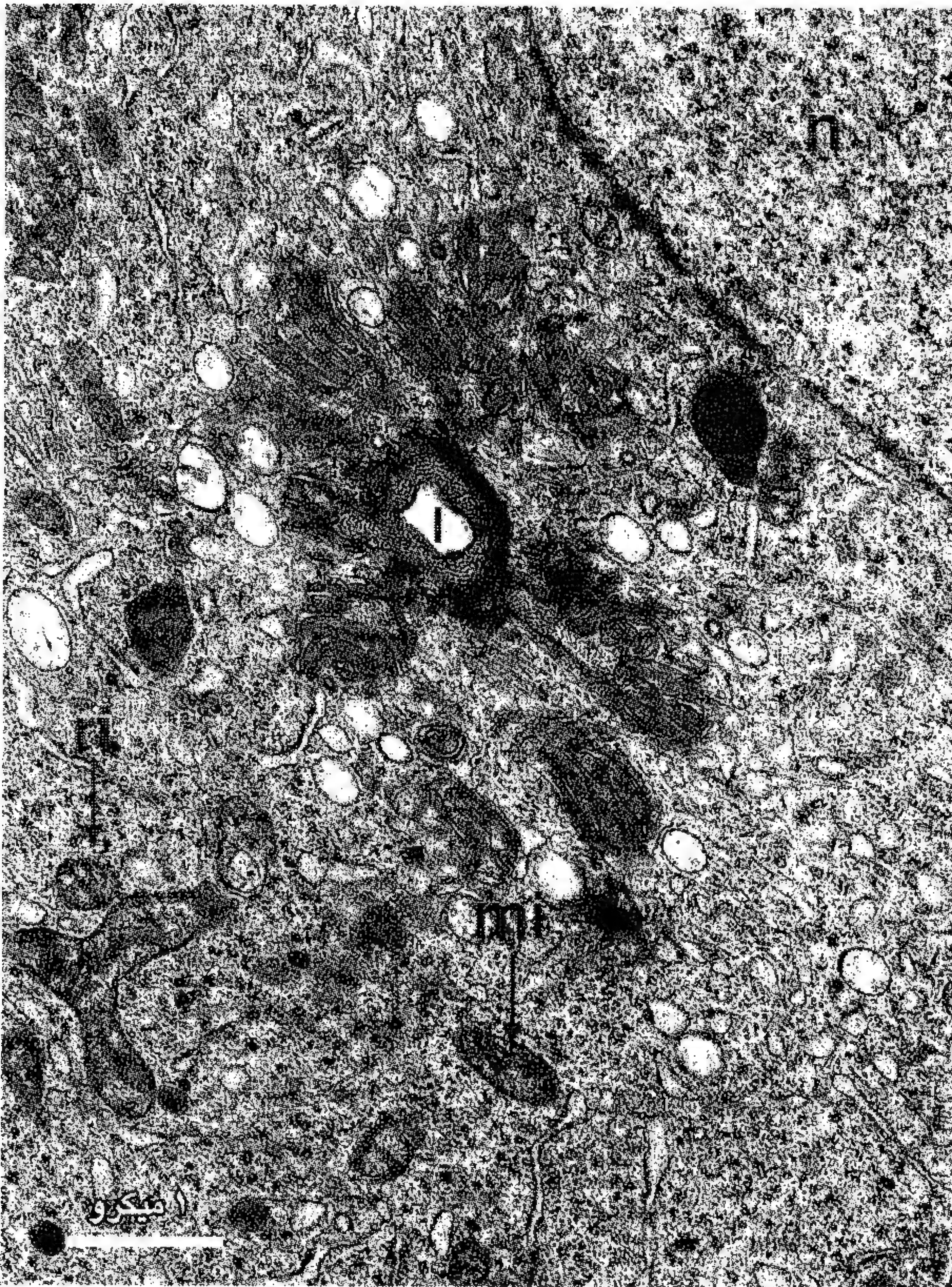
(ب) قطاع يبين خلايا المنطقة القنوية من الجراب، مع وجود منتجات إفرازية متراكمة (sp) في السيتوبلازم المحيط لاحظ فراغ القناة(L) في منطقة الجراب وكذلك فراغ صغير (V)

٣,٠ ميكروجرام من الجيرانيول في النحلة الحارسة (التي عمرها يتراوح ما بين ١٠-١٧ يوما). وتصل كمية الجيرانيول إلى قمتها عند عمر حوالي ٢٨ يوما في النحل السارح النشط في الربيع وفي الصيف، ثم تنخفض بعد ذلك ومن المحتمل أن يرجع ذلك إلى بعض النواحي الفسيولوجية. وتختلف الكميات المنتجة أيضا باختلاف الموسم ففي الشتاء يكون مستويات الجيرانيول وإي -إي فارنيسول منخفضة، بينما في الربيع عندما تبدأ عمليات السروح يزيد مستويات هذين المركبين.

عندما اختبرت حيويا استجابة النحل السارح للخليط الصناعي من مكونات الفرمون، وجد أن الخليط الذي يحتوي على كل المكونات بالنسبة الطبيعية له قوة جذب تعادل الفرمون الطبيعي المأخوذة من القناة التي فيها تفتح قنوات الخلايا [٢٢]. وقد سمح استخدام هذا الخليط الصناعي بإجراء مقارنة على مدى جاذبية الخليط الصناعي عندما ينقص أحد مكوناته. وقد ظهر من هذه الدراسات أن كل مكون يساهم في عملية الجذب لفرمون ناسونوف. ففي اختبارات قوة الجذب لكل مكون على حدة من مكونات الفرمون، أظهر كل مكون بعض قوة جذب للنحل بالرغم من ظهور بعض هذه المكونات أكثر قدرة على الجذب من البعض الآخر [٢٢]. ونتج عن الاختبارات الحيوية التي أجراها بعض الباحثين نتائج متعارضة عند ترتيب قوى الجذب لجميع مكونات الفرمون. وهذا الاختلاف قد يرجع إلى اختلاف طرق العمل والتقنية المستخدمة، وإلى الحقيقة التي تفيد أنه تم اختبار سلوكيات مختلفة عند إجراء عمليات التقييم. وعموما، فقد اتفق معظم الباحثين أن إي -سيترال (E- citral)، وجيرانيول(Geraniol)، وحمض النيروليك (Nerolic acid) هي أهم المكونات لإحداث تأثير فرمون التجمع الذي يفرز عند مدخل الخلية وفي جذب النحل السارح.

وقد وجد أن إي -سيترال (E- citral) يعتبر أهم مكون نشط، ويعتبر أيضا أحد أكثر المكونات تطايرا، وأنه من المتوقع أن تنخفض النسبة الموجودة منه في الخليط بعد إفرازها لقدرتها السريعة على التطاير. أما نسبة إي - سيترال إلى الجيرانيول الموجودة في الفرمون بعد انطلاقه فهى نفس النسبة الموجودة في الغدد التي لم تطلق إفرازاتها حديثا، حيث توجد آلية في الغدة التي تحافظ على نسبة إي - سيترال ثابتة خلال انطلاق الفرمون. وعندما تخزن غدد ناسونوف





الشكل رقم (٨,٦). خلايا إفرازية غير نشطة في غدة ناسونوف

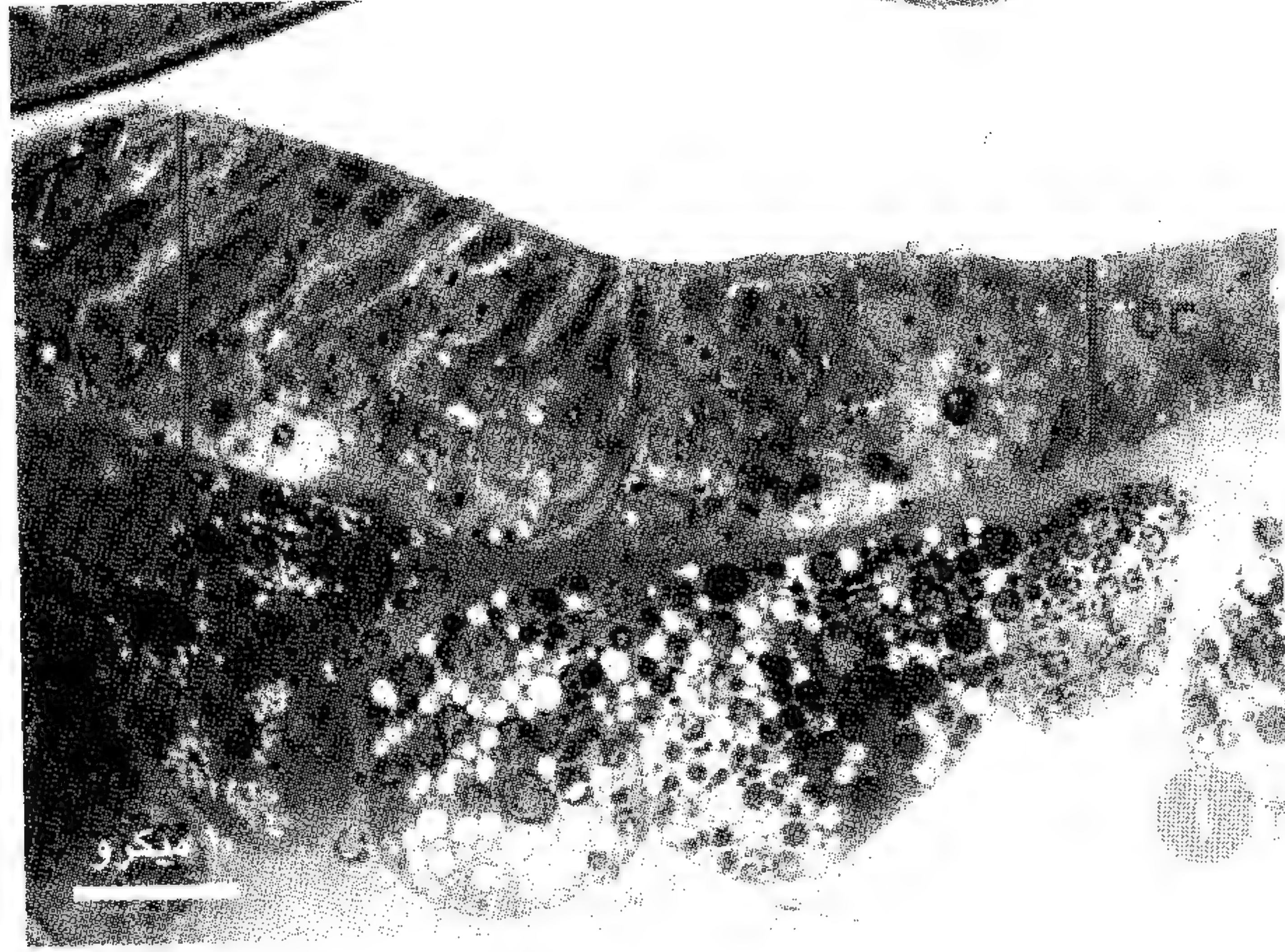
(أ) خلية غدية غير نشطة (gc) و يظهر بها النواة (n)، وقناة في جزء ترتبط بخلية قنوية (dc)

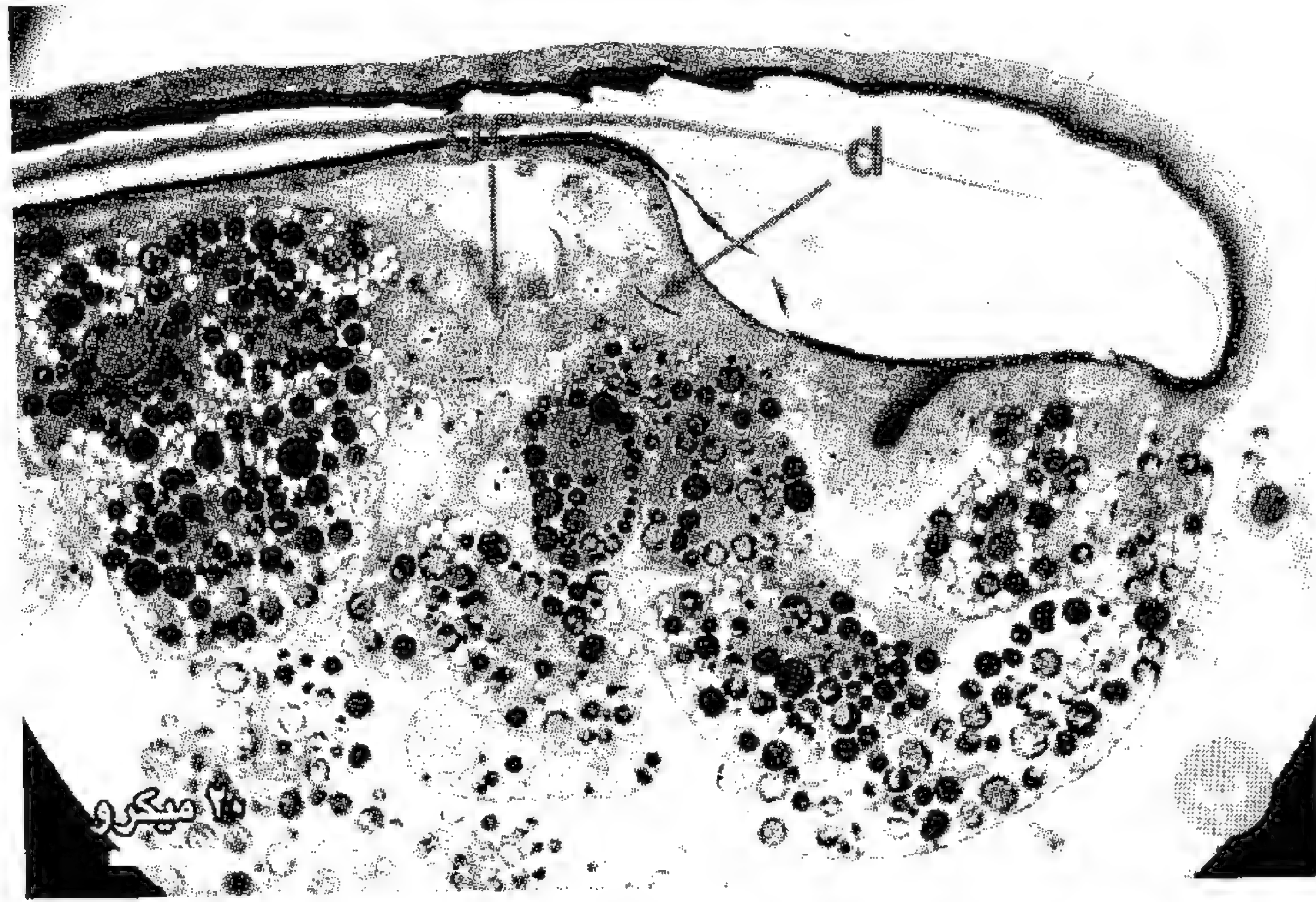
(ب) شكل يبين نفس وضع (الشكل رقم ٨,٥) (ب). يظهر في هذا الشكل تعقيدا أكثر انخفاضا حول القناة. لاحظ فراغ القناة (l)، النواة (n)، الجسم السبحي أو الميتوكوندريون (mi)، الريبوسومات (ri).

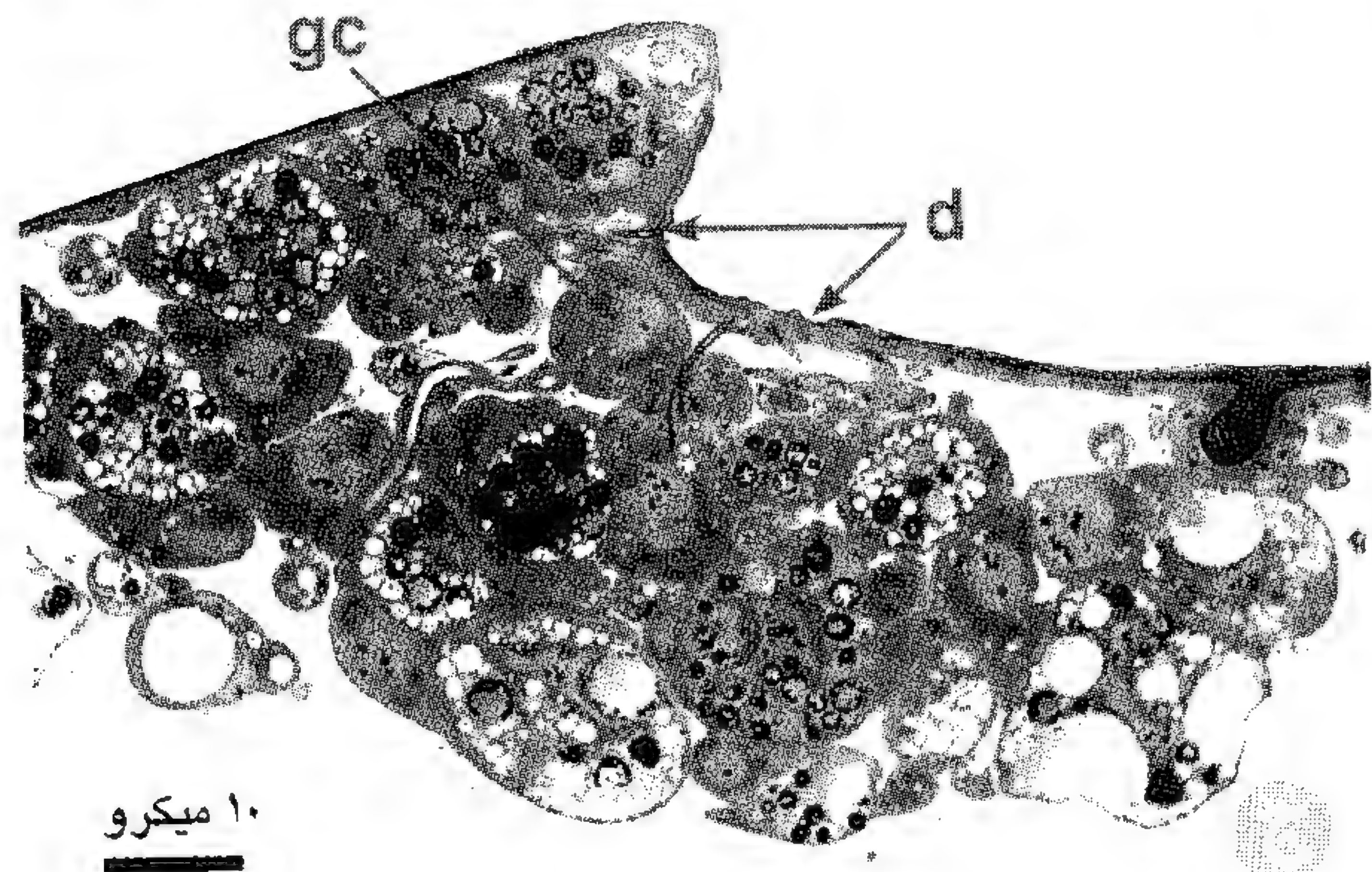
محتوياتها على هيئة مركب هكساني خامل، فإن مستوى إي - سيترال يرتفع إلى النهاية العظمى له بعد عشر ساعات، بينما ينخفض مستوى الجيرانيول. وهناك إقتراح بأن الجيرانيول كمكون داخلي يتحول إلى إي -سيترال بواسطة الغدة[٢٠]. وقد أوضحت دراسات لاحقة تدخل عملية إنزيمية خاصة في تحويل الجيرانيول إلى إي -سيترال، وقد وجد أن الإنزيمات المسؤلة عن ايض الجيرانيول مرتبطة بالأغشية في خلية الغدة[٢٠]. ومن (الشكل رقم ٥ ,٨ أ؛ب) يتضح أنه توجد وفرة في الأسطح الغشائية في الخلية الغدية النشطة. وتحدث تفاعلات لاحقة حيث يتحول إي - سيترال إلى حمض جيرانيك Geranic acid.

دور فرمون ناسو نوف في السلوك
Role of Nasonov pheromone in behavior

يخدم فرمون ناسونوف عدد من السلوكيات وكلها ترتبط ببعض نواحي التوجيه للحشرة. ويعتبر دور فرمون ناسونوف في النظرية هو الأكثر أهمية. فعندما تنمو الطائفة ويصبح أفرادها على درجة عالية من الازدحام فإنها تنتج ملكة جديدة (انظر موضوع دور الفرمونات في تثبيط تربية الملكات والتطريد الذي سيأتي فيما بعد)، ثم تنقسم الطائفة حيث تترك الملكة القديمة العش مع حوالي نصف عدد الشغالات وتقوم بعملية التطريد، وتظل الملكة الجديدة مع نصف عدد الشغالات في المكان القديم. يتجمع الطرد على شكل عنقود على فرع شجرة أو على أي دعامة أخرى في الجوار، وعند وصول أول مجموعة من النحل للمكان المختار فإنها تعرض غدد ناسونوف للهواء لتحرر الفرمون، ثم تقوم بإجراء عملية التهوية بأجنحتها لينتشر الفرمون (الشكل رقم ١ ,٨) حتى ينجذب باقي النحل المطرّد والطائر في الهواء للمكان الجديد المختار. فإذا كانت الملكة موجودة فإن الشغالات سوف تستوطن المكان وتكوّن التجمع العنقودي. ويظل فرمون ناسونوف في الإنتاج والانطلاق والانتشار للمحافظة على هذا التجمع. بعد ذلك يقوم النحل المستكشف بالبحث عن مكان تعشيش جديد ولكن في بعض الأحيان يكون هذا النحل قد سبق له البحث واختيار المكان المناسب قبل ثلاثة أو أربعة أيام من ترك الملكة القديمة للعش الأصلي. ويتضمن البحث عن مكان العش الجديد إجراء اختبارات مكثفة لداخل التجويف الجديد المختار كمكان للتعشيش بواسطة النحل المستكشف، ومعرفة ما يحيط بهذا العش من معالم في الطبيعة، وقد يتم تعليم مكان العش







الشكل رقم (٧ ,٨). غدة ناسونوف خلال تطور فترة العذراء في نحلة العسل.

(أ) عذراء عمر ثلاث أيام تظهر فيها الخلايا العمادية (cc) والتي منها تتطور الغدة والخلايا القنوية.

(ب) عذراء عمر خمسة أيام يمكن رؤية القنوات (d) الآن على الخلايا الغدية (gc).

(ج) عذراء عمر سبعة أيام. ترتبط القنوات الآن بالخارج عبر الجليد. لاحظ الخلية الغدية (gc).

المحتمل بفرمون ناسونوف. وعندما يجد النحل المستكشف مكانا مناسبا يعود إلى مكان التجمع العنقودي. وقد وجد أن قوة ونشاط الرقصات تدل على نوعية المكان المختار، فالنحل المستكشف الذي يؤدي رقصات أقل نشاطا وقوة قد يترك المكان ليستكشف أماكن أخرى يدل عليها النحل الراقص بقوة ونشاط أكثر، وحيئذ يعود النحل المستكشف ليؤدي رقصة تدل على وجود أحد أو بعض من هذه الأماكن المختارة والمناسبة. ونتيجة لذلك، تتطوع بعض شغالات التجمع العنقودي لزيارة المكان أو الأماكن المختارة [٢٣]. وأخيرا، يوافق النحل المستكشف على أحد الأماكن المختارة ويعلم مدخله بفرمون ناسونوف [٢٤].

بعد ذلك يقوم النحل المستكشف بالجري مع الطنين على التجمع العنقودي من النحل لينهي هذا الوضع ويقود النحل بالطيران تجاه المكان المختار للتعشيش الجديد، حيث يقوم النحل المستكشف بالطيران خلال الطرد نفسه في اتجاه المكان مفرزا فرمون ناسونوف ثم يعود للطيران خلال الطرد مرة أخرى، ويبدو غالبا أنه يقود النحل المطرد من خلال إنبعاث الفرمون طوال الطريق. ويهبط طرد النحل على المدخل الجديد الذي سبق تعليمه بفرمون ناسونوف مكونا تجمع عنقودي من جديد، ثم يقوم النحل بما فيه الملكه بالدخول سريعا إلى التجويف (مكان العش الجديد). تفرز معظم الشغالات فرمون ناسونوف عند هبوطها على مدخل المكان الجديد وأثناء سيرها في العش. ومن خلال دراسات النشاط الحيوي، وجد أن المكونات الأكثر فاعلية في تكوين وإحداث التجمع العنقودي للنحل هي حمض النيروليك (Nerolic acid)، وإي -سيترال (E– citral)، والجيرانيول (Geraniol) [٢٤]. كما وجد أن مركب النيرول (Nerol) وحده أو(إي - إي) فارنيسول (E–E) Farnisol – وحده قد اظهرا قابلية ضعيفة على تكوين التجمع العنقودي للنحل.

يعمل فرمون ناسونوف كمساعد للتوجيه Orientation حتى عندما يكون النحل مستقرا في الخلية أو العش. فالنحل حديث العمر يؤدي طيرانه التوجيهي الأول معرضا غدد ناسونوف الخاصة به للهواء مع التهوية عليها بالأجنحة على مدخل العش أو بالقرب منه. وقد يبدي النحل الأكبر سنا بما فيه النحل العائد من السروح، هذا السلوك إذا حدث خلل ما بطريقة ما أو إذا حدث بعض الخلل أو الظروف السلبية حول العش أو الخلية، حيث يقوم النحل بالسير لمسافة قصيرة في اتجاه الخلية، ثم يتوقف ويطلق إفراز غدد ناسونوف بينما يقوم بالتهوية. ويكرر هذا السلوك إلى أن يصل النحل إلى مدخل الخلية ويختفي بداخلها، ويعتقد أن ذلك يساعد على إرشاد الشغالات الأخرى التي ضلت طريقها أثناء العودة إلى مكان الخلية. ويلاحظ أن النحل يواجه الخلية أثناء عملية التهوية وبذلك ينتشر روائح الفرمون من أقراص الشمع والغذاء المخزن والبروبوليس والشغالات والذكور والملكة بالخلية. وقد يكون ذلك السلوك من الأهمية بمكان لإرشاد النحل الضال في التعرف على خليته بالنسبة لباقي الخلايا في الموقع [٢٤]، ولو أن الفرمون نفسه غير مميز لطائفة معينة [١٥].

يقوم النحل أيضا بتعليم مصدر الماء عديم الرائحة الذي يجمع منه بواسطة رائحة مميزة وذلك بتعريض غدة ناسونوف للهواء ولكن بدون اجراء عملية تهوية [٢٥]. ولايقوم النحل بإفراز الرائحة إلا بعد القيام بعدة زيارات حيث أنه من المفترض أن يصل النحل أولا إلى قرار نهائي عن صلاحية مصدر الماء قبل القيام بإفراز الرائحة. ويحث النحل باقي الشغالات على التردد على هذا المصدر بالرقص على القرص. وحيث أنه توجد رائحة ضعيفة أو لا توجد رائحة بالمرة للماء، فإن النحل المتطوع يحتاج إلى المزيد من المساعدة في إيجاد مصدر الماء أكثر من المساعدة المطلوبة للوصول إلى الأزهار ذات الرائحة الطبيعية.

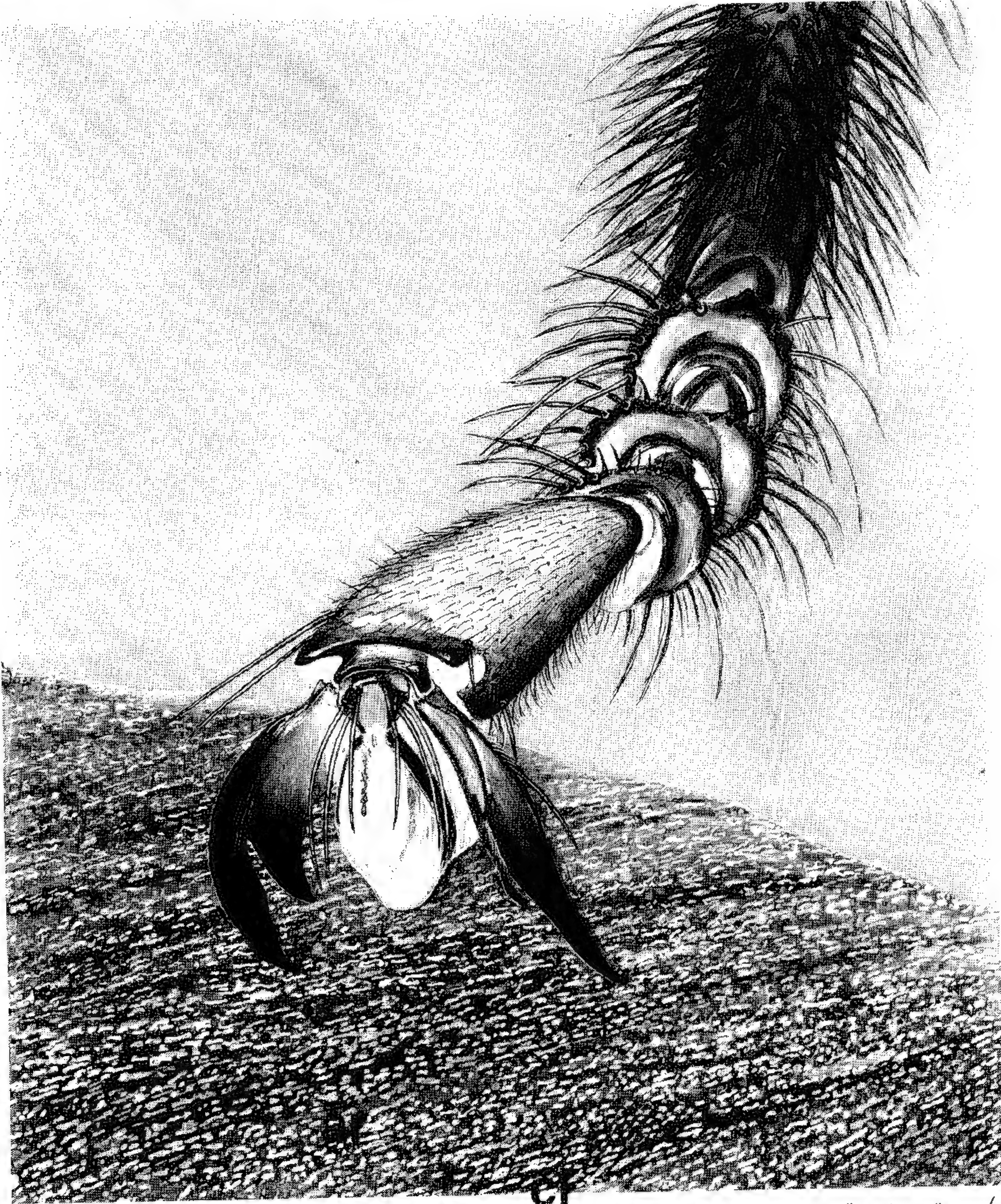
ونادرا ما يقوم النحل بتعليم الأزهار بالرائحة، ولكنه يمكن أن يعلم الأطباق المحتوية على المحلول السكري عديم الرائحة. وقد وجد أنه كلما زاد تركيز المحلول السكري، كلما أستغرق النحل وقتا أطول في تعليمه بالرائحة. بالإضافة إلى ما سبق، قد يترك النحل الماشي على أي وسط في الخلية أو على الزهرة في البيئة خلفه مادة زيتية تعرف باسم فرمون ذو آثار قدمية [٢٦] Footprint pheromone. وهذه المادة لها تأثير إضافي مع فرمون ناسونوف كما سيتم توضيحه لاحقا في موضوع دور الفرمون ذو الآثار القدمية في شغالة نحل العسل.

ثانياً : فرمون الملكة
Queen pheromone

يتكون إفراز غدة الفك العلوي (الشكل رقم ٢، ٨) في الملكة من خليط من ٢٤ مركبا معرفا مع كثير من المركبات التي لم يتم تعريفها حتى الآن [٢٣]. ويسمى هذا الخليط فرمون الملكة (ويسمي في بعض الأحيان مادة الملكة أيضا). وقد وجد أن أكثر مكون هو -٩أوكسي - (إي) -٢- حمض ديسينويك (9– oxy–(E)–2–decenoic acid)، يليه مباشرة إثنين من المشابهات الضوئية ذوي التركيب -٩هيدروكسي

- (إي) -٢- حمض ديسينويك(-(E)-9-Hydroxy 2-decenoic acid)، وهذان المشابهان يوجدا مرتبطان مع ميثايل-ب-هيدروكسي بنزوات Methyl - p- Hydroxybenzoate - (HOB) ومع ٤- هيدروكسي -٣- ميثوكسي فنيل إيثانول (4-Hydroxy-3-melhoxy phenyl ethanol) (HVA).

ويلعب فرمون الملكة دورا هاما في توجيه الشغالات لمدى قصير أثناء التطريد، ويثبط تربية الملكات ولكنه غير متطاير ولا يمكنه الانتشار خلال طائفة كبيرة بواسطة النفاذية فقط، ولذلك تساعد الشغالات على نشره بواسطة الاستقبال الكيميائي بالتلامس [٥] Contact chemoreception. تنثر الملكة الفرمون على كل جسمها. وتبدأ هذه العملية بعد ذلك مع شغالات النحل الوصيفات المحيطين بالملكة، حيث توجد مجموعة من الشغالات حول الملكة في دائرة بحيث تكون مواجهة للملكة لخدمتها، وتقوم إما بملامسة الملكة بألسنة البعض وبأجزاء فم البعض الآخر وبالأرجل الأمامية للبعض الثالث إذا كانت لهذه الشغالات القدرة على اللعق، أو جس الملكة باللمس بواسطة قرون الاستشعار وتمشيط جسمها سريعا. وفي جميع الحالات ينتقل إفراز الفرمون من على جسم النحلة إلى الشغالات الوصيفات عند ملامسة الأخيرة للملكة. تشكل الشغالات القادرة على اللعق ١٠٪ من الشغالات الوصيفات وتنزع أكثر من نصف الإفراز الفرموني. ويقوم النحل باستخدام قرون الاستشعار، وأجزاء الفم، والأرجل الأمامية في نشر فرمون الملكة حول هذه المناطق حيث يستخدمها كرسول Messenger. وتنتشر هذه الشغالات داخل الطائفة لمدة حوالي ٣٠ دقيقة حيث يحدث تلامس



الشكل رقم (٨,٨). قدم نحلة العسل يظهر فيها الوسادة (ar) مرتبطة ببتلات النبات، وكذلك المخلب (cl) والعقلة الخامسة من الرسغ (V).



الشكل رقم (٨,٩). قطاع طولي بالمجهر الضوئي خلال العقلة يبين وضع غدة الرسغ (tg). تتمدد الوسادة (ar) ، وتختفي الصفيحة المخلبية (u) في نهاية العقلة الخامسة من الرسغ. لاحظ أن صفيحة باطن القدم (p) تصل الوسادة بالصفيحة المخلبية ولا تظهر المخالب في هذا القطاع

عكسي لقرون الاستشعار الخاصة بالشغالات الأخرى. وبهذه الطريقة يتم تنبيه المستقبلات الكيميائية بالملامسة والحساسة لفرمون الملكة عندما يتم التقاط هذا الإفراز ونشره خلال الطائفة بهذا النحل الرسول. في نفس الوقت، يلاحظ وجود مجموعة أخرى من الشغالات الوصيفات التي تأخذ مكانها حول الملكة وتعيد هذه العملية.

ويحدث التفاعل التنشيطي للفرمونات في عدد من الحالات في الحشرات. ففي نحل العسل، يلاحظ تفاعل فرمون ناسونوف والفرمون ذو الآثار القدمية في تعليم مصدر الغذاء (وهو مذكور فيما بعد). ومثال آخر، هو تفاعل فرمون الملكة مع فرمون ناسونوف في إحداث سلوك التطريد. وعندما تترك الملكة الخلية وتستقر على دعامة في الجوار تفرز محتويات غدد الفكوك العليا، وهنا تنجذب الشغالات الموجودة على بُعد للملكة. وتستقر بجوارها أو بالقرب منها وتفرز فرمون ناسونوف الخاص بها، والذي يعمل على مدى أوسع، حيث يجذب باقي الشغالات التي تركت الخلية لتكون التجمع العنقودي حول الملكة. وإذا فقدت الملكة أثناء الطيران إلى المكان الجديد فإنها تهبط على الأرض وتفرز فرمون الملكة الذي يجذب مرة أخرى أي شغالات موجودة في الجوار، وهذه الشغالات بدورها تقوم بجذب شغالات من مسافات أبعد بواسطة إفرازاتها التي تطلقها من غدد ناسونوف. وعند وصول الملكة إلي المكان الجديد المختار فإنها تفرز فرمونها لجذب شغالات النحل التي لازالت محلقة في الجوار. ويدل وجود فرمون الملكة على أنها قد دخلت إلى العش الجديد، ويعمل على دخول باقي الشغالات إلى العش بسرعة. وفي تجارب اجريت على هذا الموضوع، وجد أن طرود النحل تهيئ أماكن غير معلمة أو أنها تكون معلمة بفرمون الملكة أو فرمون ناسونوف وحده، أو بكلا الفرمونين وقد أوضحت النتائج أن فرمون الملكة تكون فعالا لمدى قصير فقط يصل إلى أقل من عشرة أمتار [٢٤]. كما أوضحت هذه الدراسة أيضا أن فرمون الملكة وحده لايجذب النحل المستكشف أو يحرك الطرود، ولكنه يقوم بعملية الجذب في وجود فرمون ناسونوف.

ثالثاً : الغدد الرسغية
The tarsal glands

عندما يسير نحل العسل على سطح زجاجي نظيف فإنه في بعض الأحيان يفرز سائلا زيتا (٨-٨) عديم اللون من أقدامه، وهذا السائل بطيء التطاير. وقد وجد أن هذا الإفراز في حقيقته يؤثر على سلوك الشغالات الأخرى عندما يفرز عند مدخل الخلية أو على الأزهار [١٥]،[٢٧]،[٢٨]، ويعتبر هذا الإفراز فرمونا حيث يطلق عليه فيرمون أثر القدم [٢٤] Footprint pheromone أو فرمون التعقب [١٤] .pheromone Trail

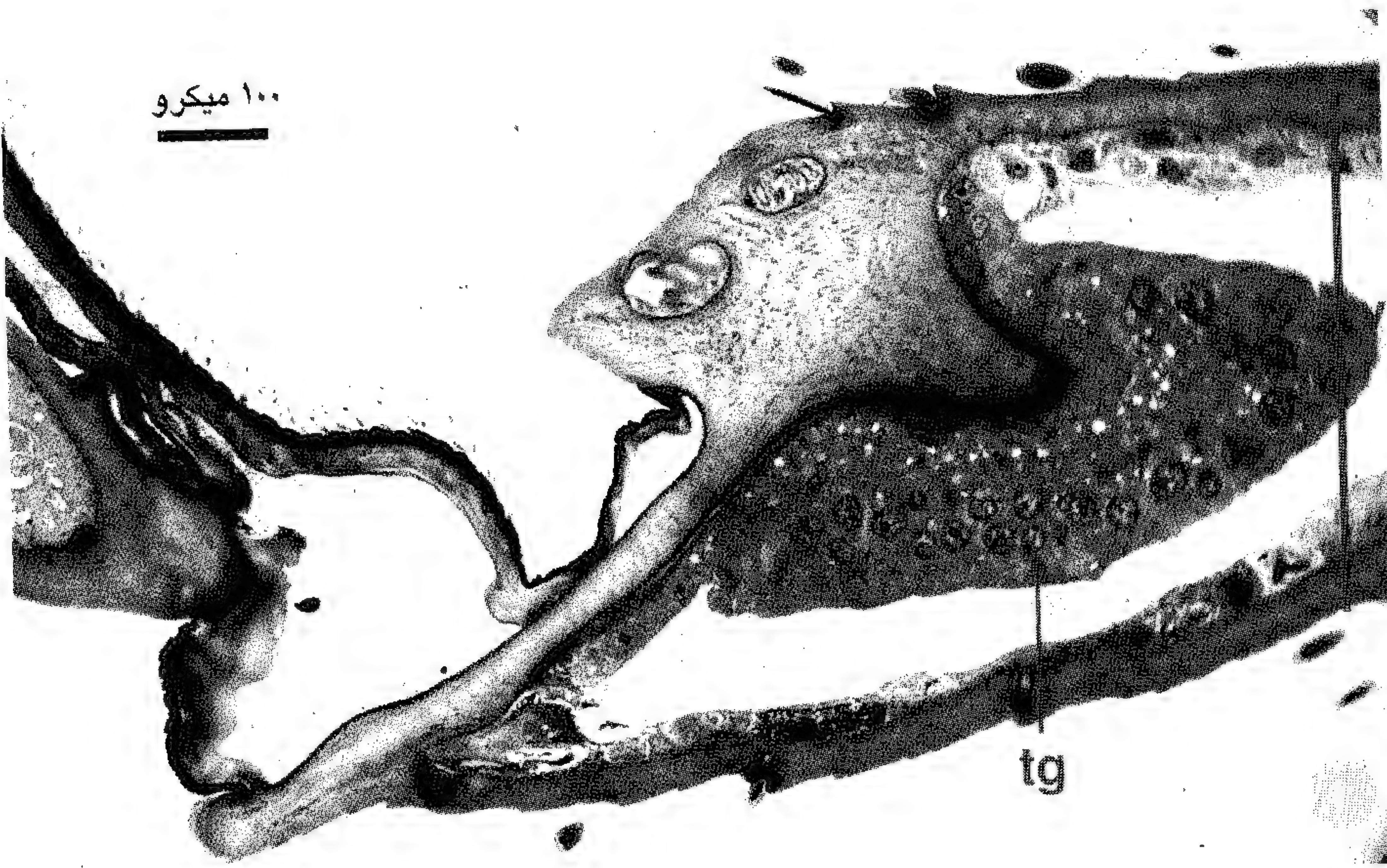
تركيب الغدة
Structure of the gland

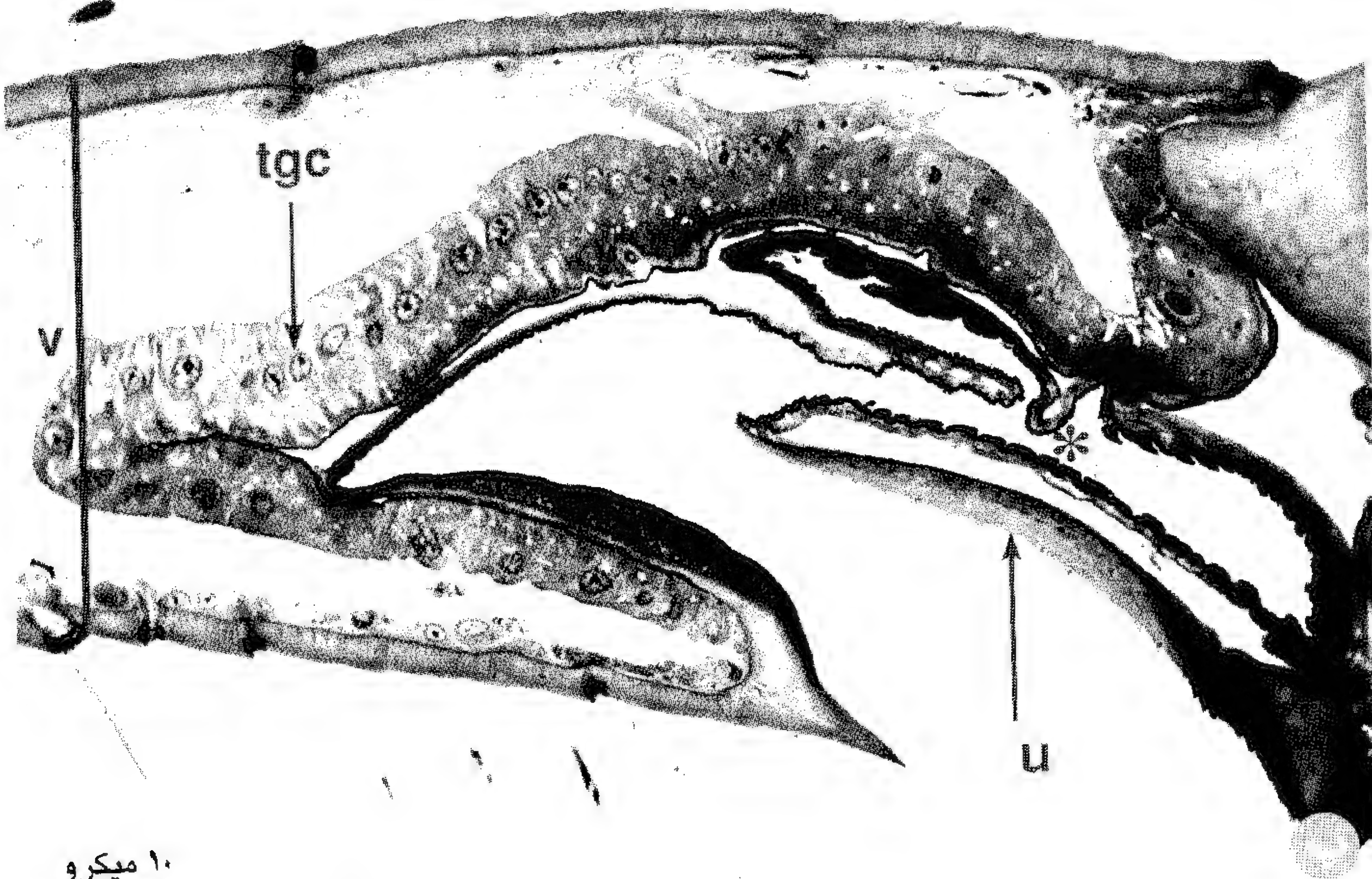
يوضح اختبار الإنتاج ودور هذا الفرمون حقيقة أنه بالرغم من أن نحلة العسل من الحشرات التي درست وأجريت عليها المزيد من البحوث العلمية إلا أن كثير من معالمها لازالت غير معروف على وجه الدقة. ويعتقد أن الإفراز ينشأ من الغدد الرسغية التي تقع في العقلة الخامسة لرسغ كل رجل من أرجل

الشغالة والملكة والذكر. وكان أول من وصف الغدة الرسغية هو أرنهارت Arnhart في عام ١٩٢٣م ولذلك تسمى في بعض الأحيان غدة أرنهارت [٢٩]. وتتكون الغدة من طبقة واحدة من الخلايا الطلائية، وكل خلية تحتوي على وفرة من الأعضاء الخلوية Cellular organelles ذات النشاط الإفرازي (الشكل رقم ١٠, ٨). وتقع هذه الطبقة الطلائية الغدية في كيس جليدي كبير يحتل معظم عقلة الرسغ الخامسة، حيث يشكل ما يسمى باسم مخزن الغدة [٢٩]،[٣٠]،[٣١].

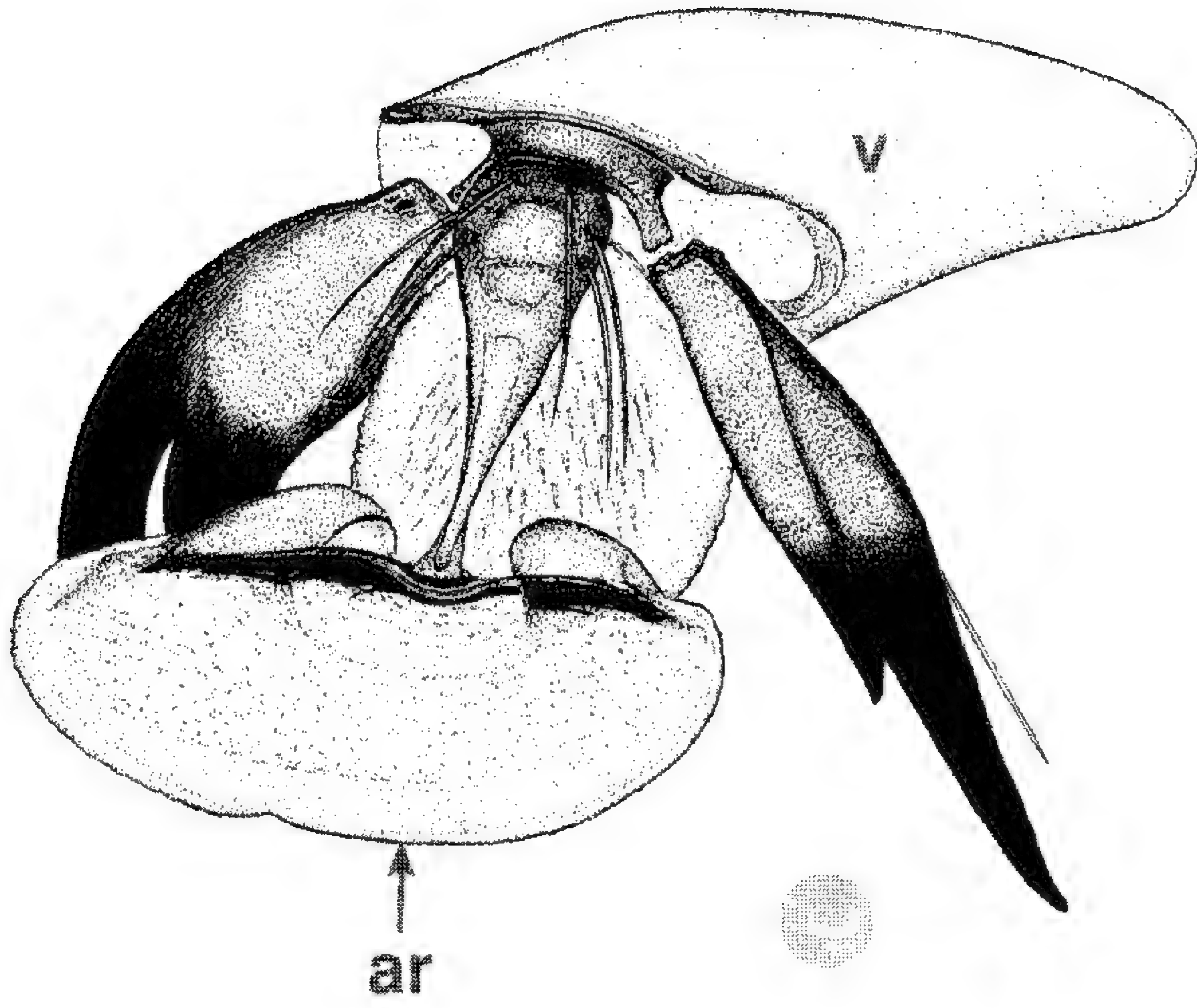
كيف يصل الفرمون إلى خارج الجليد؟
How does the pheromone reach the exterior of the cuticle?

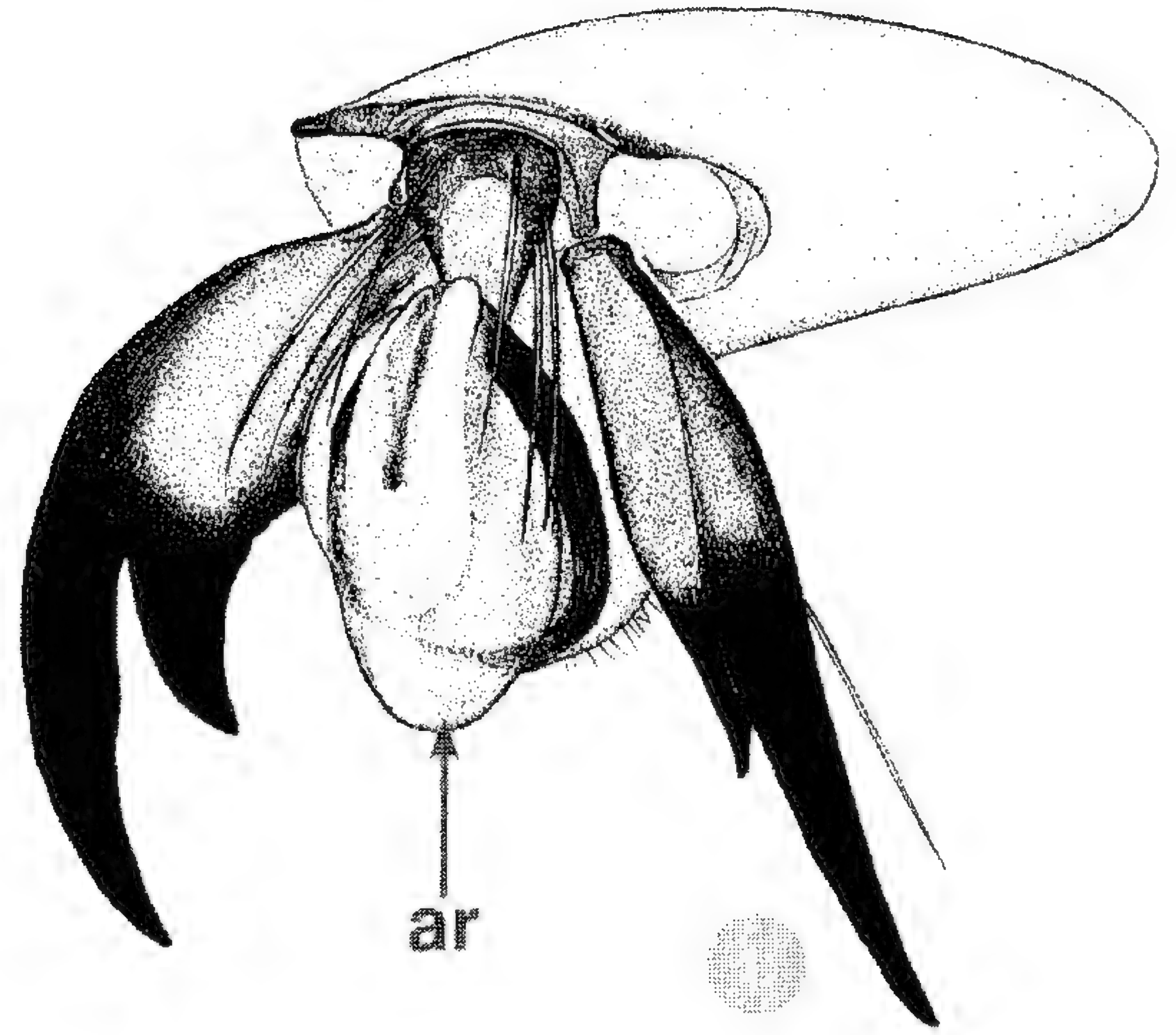
تختلف خلايا الغدة الرسغية عن خلايا غدة ناسونوف في أنها لا تحوي قنوات لنقل المادة الإفرازية إما إلى المخزن أو إلى الخارج. ترتبط خلايا الغدة بالجليد، ولكي يدخل الإفراز إلى المخزن لابد من عبوره هذا الحاجز. ويصنف هذا النموذج من الخلايا الغدية بأنه خلية من الدرجة الأولى (1stClass) [٤]. ومن غير الواضح في هذه الحالة،

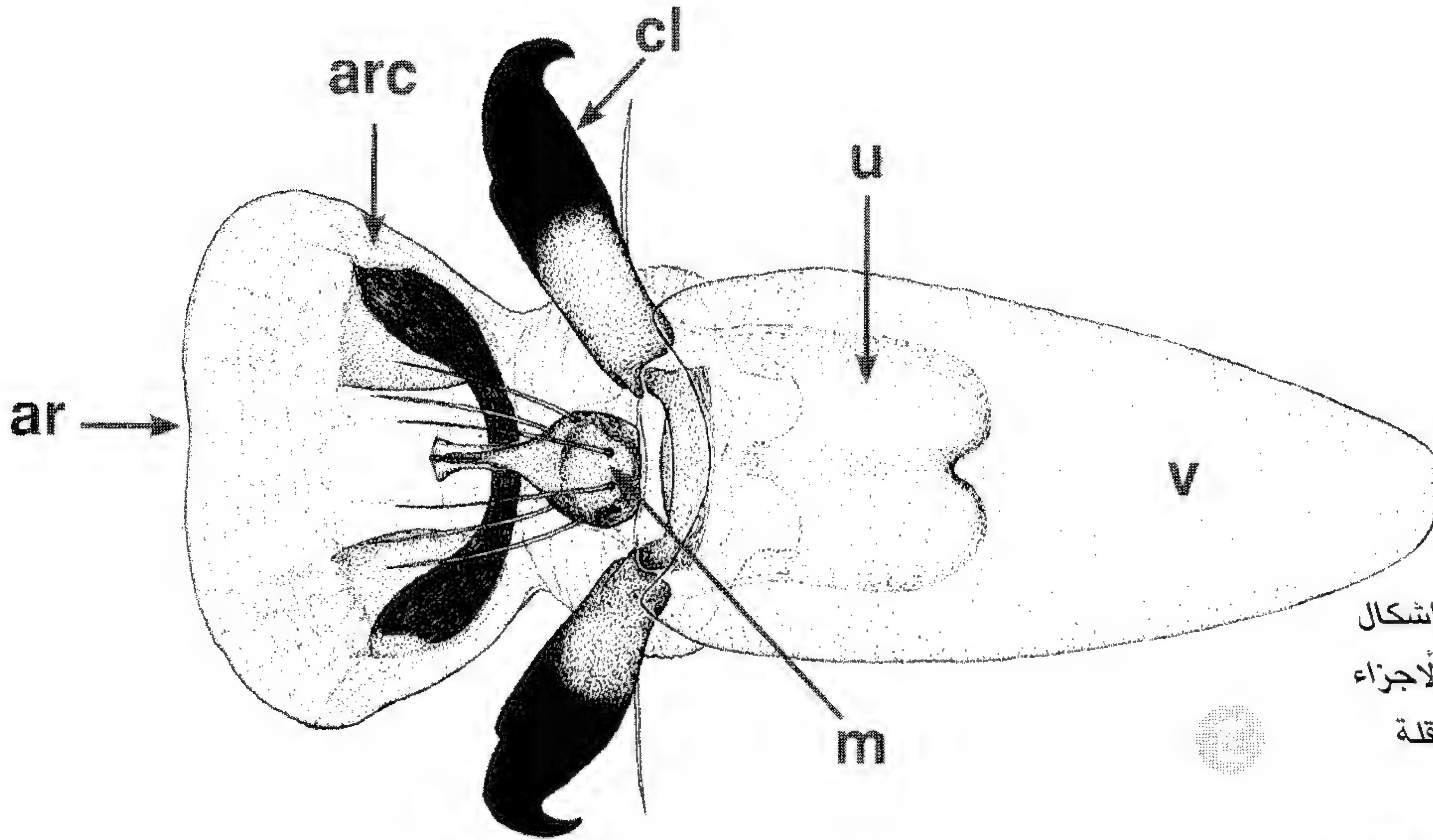


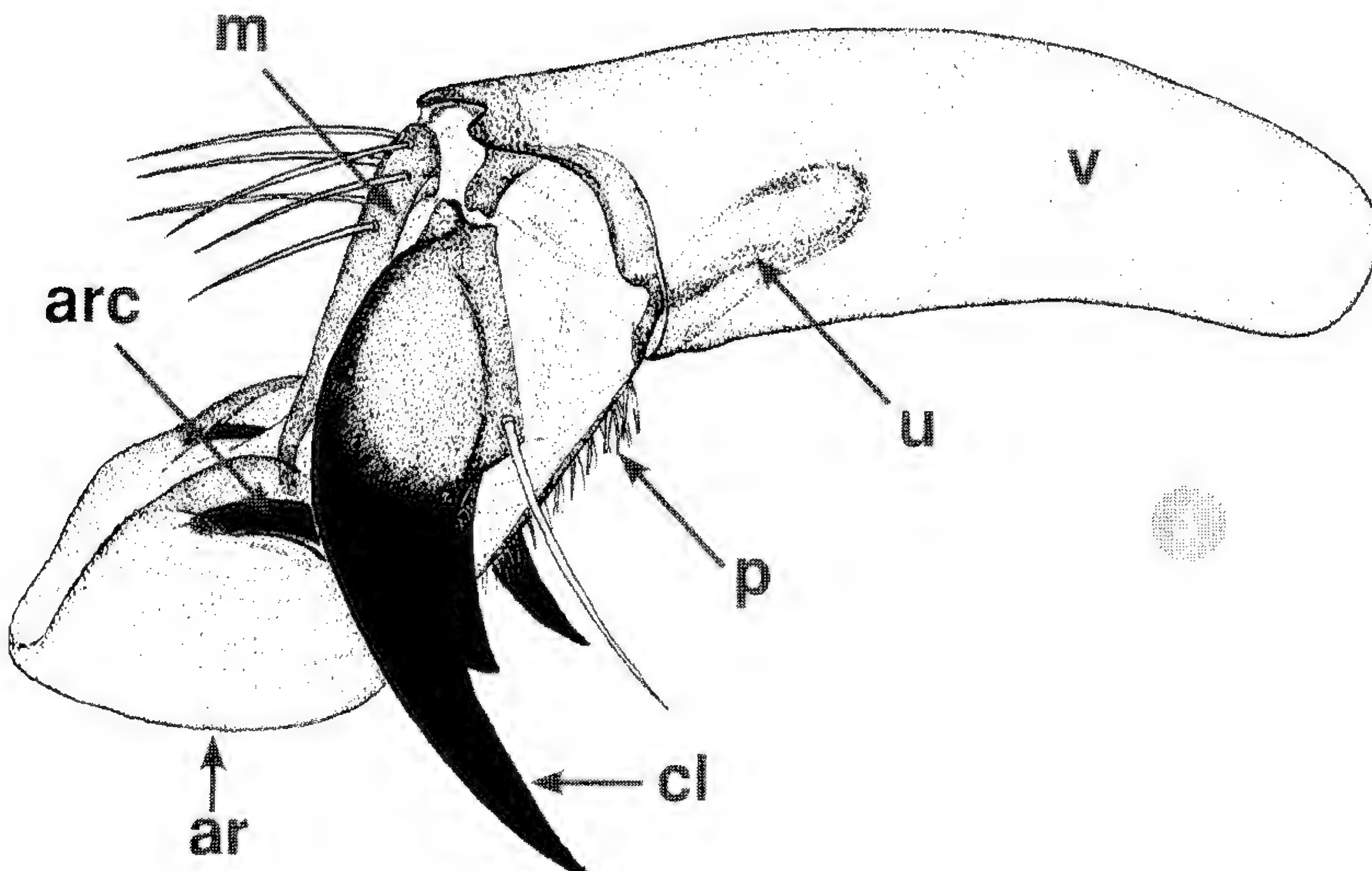


الشكل رقم (١٠, ٨). الغدة الرسغية
(أ) توجد الغدة الرسغية (tg) في العقلة الخامسة من الرسغ (V). يقع مقدم الرسغ في الناحية اليسرى من الشكل.
(ب) شكل أكثر تفصيلا بين كيفية الاتصال بين مقدم الرسغ (إلى اليمين) بالعقلة الخامسة من الرسغ (V) (إلى اليسار). لاحظ خلايا الغدة الرسغية (tg).
النجمة على الشكل تعني وجود مساحة ممكنة يمكن من خلالها تفتح الغدة الرسغية للخارج، حيث تنثني الصفيحة المخلبية (u) للخلف في نهاية العقلة الخامسة من الرسغ.









الشكل رقم (١١ , ٨). أشكال متباينة لقدم النحلة تبين الأجزاء المختلفة لمقدم الرسغ والعقلة الخامسة من الرسغ (V).

(أ) منظر من الأمام وتظهر الوسادة وهي في حالة انقباض

(ب) منظر من الأمام وتظهر الوسادة متمددة

(ج)، (د) منظر من أعلى ومن الجانب على التوالي وتظهر منطقة المخالب التي تستعمل في التعلق بالسطوح الخشنة بينما تعمل الوسادة كمخدة ماصة للتعلق على السطوح الملساء. تختفي الصفيحة المخلبية داخل نهاية العقلة الخامسة من الرسغ (V).

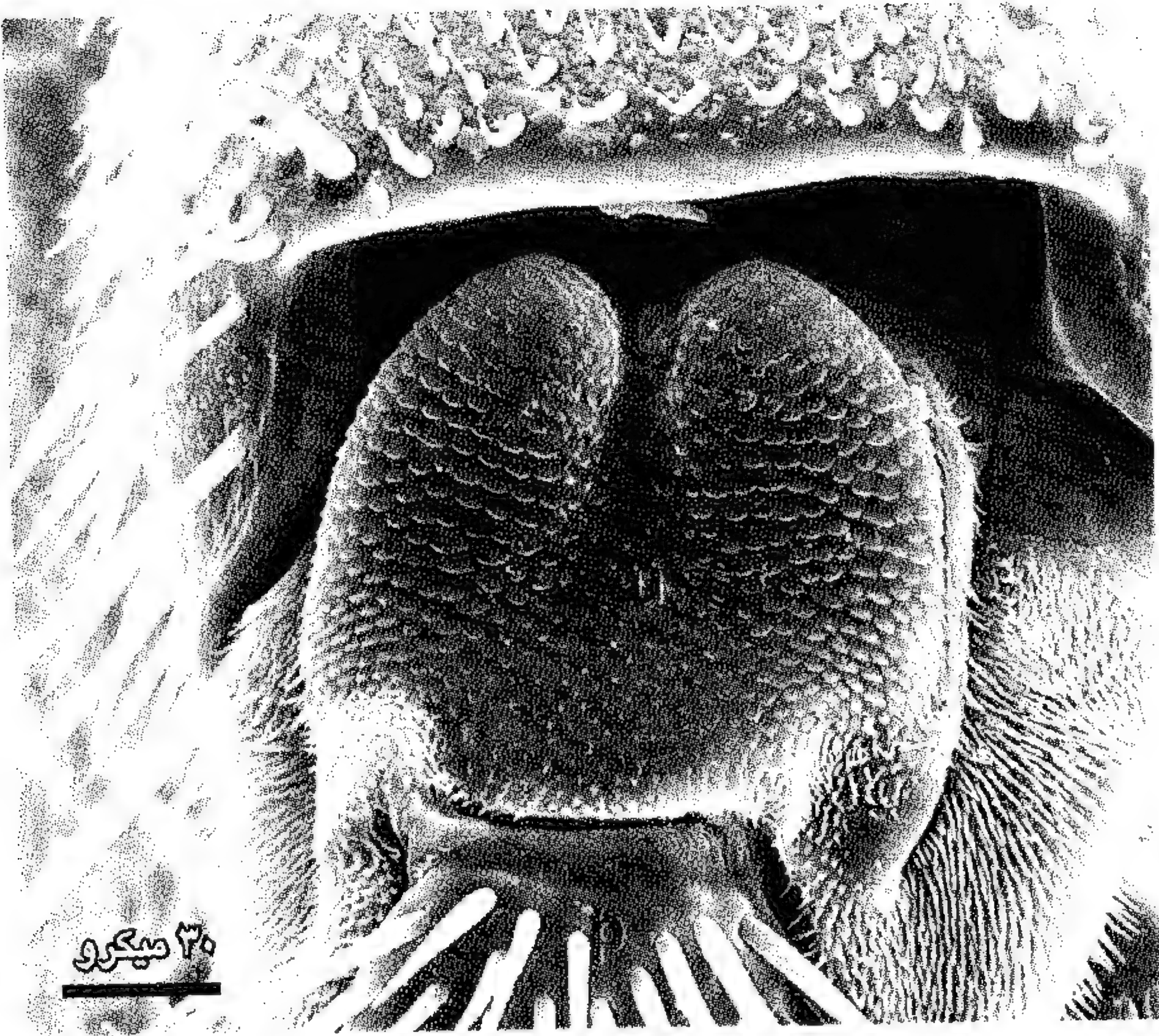
وفي الحشرات الأخرى التي تحتوي على خلايا غدية من الدرجة الاولى، كيف تعتبر المادة الإفرازية الجليد. هل تنفذ من خلال الجليد أم أنها تستعمل القنوات الثقبية الموجودة بالجليد؟.

إن الطبقات الاكثر عمقا من الجليد يمر بها، في العادة، قنوات ثقبية التي تصل بالقرب من الطبقات الخارجية للجليد المسماة بطبقات فوق الجليد Epicuticular layers ذات القنوات الأكثر ضيقا، ولو أن هذه القنوات تتوقف عن الامتداد على بعد قصير من السطح الخارجي.

وتجدر الإشارة إلى أن بعض الغدد التي تحوي خلايا من الدرجة الاولى يمكنها أن يستمر امتداد القنوات الثقبية داخل طبقات فوق الجليد إلى أن تفتح على السطح الخارجي، ويبدو هذا النظام القنوي هو المسؤول عن نقل المادة الإفرازية للخارج [٤]. وحيث انه لا تبدو هذه الحالة في النحلة، فإن النظام المؤكد هنا هو انتقال الإفراز من خلايا الغدد الرسغية إلى المخزن. وقد يحدث ذلك بصورة جيدة في الثنايا الخاصة بالجليد الرقيق المرن، حيث تندمج الصفيحة المخلبية Unguitractor plate لمقدم الرسغ مع جليد عقلة الرسغ الخامسة [٢٨]،[٣٠] (الشكل رقم ٨,١٠ب)

وحيث أنها تتجه للخلف عندما تسير النحلة على السطح، فإن الإفراز ينشأ من أي جزء من السطح البطني لمقدم الرسغ أو القدم (الشكل رقم ٨,١٠)، ويفترض أن الإفراز يتدفق للخارج على الوسادة Arolium القابلة للانتفاخ (الشكل رقم ٨,١١أ؛ب). وكان من المعتقد في البداية أن الإفراز يمر للخارج عبر ثقوب على قمم الشعيرات الكبيرة أو الأشواك الموجودة على صفيحة باطن الرجل The planta التي تقع خلف الوسادة مباشرة، أو تمر للخارج عبر السطح الحرشفي Squamous surface للصفيحة







الشكل رقم (٨,١٢). السطح البطني لقدم النحلة

(أ) منظر بطني لمقدم رسغ شغالة نحل العسل. لاحظ الوسادة (ar)، صفيحة باطن القدم (p)، الصفيحة المخلبية (u)، المخلب (cl).

(ب) الصفيحة المخلبية ويظهر سطحها الحرشفي.

(جـ) يوضح السهم المنطقة التي تقع بين الصفيحة المخلبية (u)، والعقلة الخامسة من الرسغ (V)، والتي منها قد يخرج إفراز الغدة الرسغية (٣٠).

المخلبيــة (الصفيحة البطنية الثانية التي تقع بين صفيحة باطـن الرجـل وعقلة الرسـغ الخامسـة) (الشكل رقم ٨,١٢)[٢٩]، [٣١].

وقـد أوضحـت الدراسـات باستخـدام المجهـر الإلكتروني الماسح، أنـه لا توجد ثقوب في الشعيرات أو علـى الصفيحة المخلبيـة (الشكل رقـم ٨,١٢ب)، واقترحـت دراسة حديثـة أن النهاية القريبـة للكيس الجليـدي أو المخـزن ترتبط بالخارج عـن طريق شق مستعرض كبير علـى السطح البطني للقـدم في المنطقة التي تربط الوسادة بحلقة الرسغ الخامسة (الشكل رقم ٨,١٢، ج). ولازال غـير معـروف حتـى الآن كيف تتحكم النحلة في خروج الإفراز من الغدة.

لا يتفق جميع الباحثين علـى أن الغدد الرسغية هي مكان إنتاج الفرمون ذو الآثـار القدمية [١٤]،[٢٣] Footprint pheromone، وقـد بينـت الدراسات السلوكيـة أن المستخلصات الكيميائيـة لمناطق مختلفة مـن الجسم، وبالذات المنطقة الظهريـة للصدر، كانت مساويـة، إن لم تكـن أكثر جذبـا بالنسبـة للنحل عن مستخلصـات الأرجل. لهذا السبـب اقترح أن الفرمون ذو الآثـار القدميـة يتكـون في أي مـكان علـى جسم النحلة، ومن الممكن أن يحـدث ذلك في الغدد الجليدية Dermal glands [١٥]. وإذا كان الأمـر كذلـك، وحيث ان الأرجـل الأعضاء هي الوحيـدة التي تلمس الوسط الـذي تقف عليه في العادة عندمـا يمشي النحل السـارح في الخلية، فإن الإفراز يجـب أن ينتشر على الأرجل بطريقة ما. وقد أظهـرت الدراسات الخاصة بالتركيـب الدقيق للخلايا الغديـة النشطة المعروفة في العقلة الرسغيـة الخامسة أن الإفـراز ينتج بالفعل في هذا المكان [٣٠].

لم يتم تعريف مكونـات الفرمون حتى الآن، ولكن من التحليل المبدئي تعددت المركبات الخاصة بكل نمط داخـل الخلية ولـكل جنس أيضا كالآتـي: ١٢ للملكة، ١١ للشغالة وواحـد للذكر [٣٢]،[١٣]،[٣٤]. ويبدو أن التغـير يكـون في معدل إفرازهم؛ فغـدد الرسغ في الملكة تفرز بمعدل اعلى بكثي من معدل الإفراز في كل مـن الشغالـة والذكـر. وعمومـا يظهر عـدم وجود اختلافـات في التركيب العـام بين الأنمـاط المختلفة داخـل الخلية (ذكور وشغـالات وملكة) وبين الجنسين (ذكـور من جهة وإناث أي شغـالات وملكات من جهة أخـرى)[٣٣]. ويخدم هذا الإفراز أهدافا مختلفة في الشغالات وفي الملكة.

دور الفرمون ذو الآثار القدمية في شغالة نحل العسل.
Role of Footprint pheromone in the worker honeybee

في شغالة نحل العسل، يبدو الفرمون أنه ينتمي إلى مجموعـة الكيميائيات التي تساعد النحلة على التوجيه. فالشغـالات التـي تهبـط على العشـ أو الخليـة تضع الإفراز ذو الآثار القدمية عندما تسير للداخل. فإذا تم وضـع نفـق زجاجي علـى مدخل الخليـة فإنه يلاحظ وجود تجمع إفرازي زيتي ثابت على الزجاج، وكلما زاد عـدد الشغـالات التي تدخل الخلية عـبر هذا النفق كلما زاد هذا الإفراز المتجمع. ويفضل النحل الموجود باختيـاره في هـذا النفق أو النحل الـذي تم تنظيفه أن يقـوم بتعليـم مـكان سيره بواسطـة هـذا الإفراز. بالإضافة إلى ما سبق، وجـد أنه تزداد جاذبية النفق المعلّـم كلما زاد عدد النحل الذي يسـير بداخله إلى أن يصـل إلى أقصـى جاذبية عند سير حـوالي ٤٠٠ نحلة [٢٧]. هـذا وقـد وجـد أن النفـق الذي سبـق تعليمه بإفـراز نحل من خلية أخـرى قد دعـم جاذبية النحل المختـبر، ولـو أن درجة الجاذبية كانـت أقل بدرجة بسيطـة عنه في حالـة تعليم النفـق بإفـراز نحل نفس الخليـة. كمـا لوحـظ أيضـا أن رائحة هـذا الفرمون تتؤدي إلى قيـام النحل الضال أثنـاء طيرانه بالكشف عن غدد ناسونوف الخاصة به عند مدخل الخلية، لذلك يبدو أن الفرمون ذو الآثار القدمية يساعد على توجيه الشغـالات التـي ضلت مؤقتـا طريقها أثنـاء الطيران بالقـرب مـن مدخـل الخليـة. ويمكـن أن يعمـل هذا الفرمون في تناغم مع فرمـون ناسونوف، ذو درجة التطايـر العالية والذي يفرز أثنـاء الطيران، حيث من المفترضـ أن يمارس تأثيره علـى مسافات أكثر بعدا عـن الفرمـون ذو الآثـار القدمية ذو درجـة التطاير المنخفضـة والذي يفـرز على الوسط الـذي تقف عليه النحلة.

ومن التجـارب التي أجريت علـى نحل تدرب على السـروح مـن أجـل محلول سكـري موجـود في طبق زجاجـي سبق استعماله في تغذيـة النحل وجد أن مثل هـذا الطبق كان أكثر جاذبية للنحل النشيط السارح من طبـق نظيف بـه نفس المحلـول السكـري [٢٤]. ولم يتأثـر هذا النحل في هـذه الحالة بفرمـون ناسونوف الخاصـ بالنحل السارح السابق حيث أن هذا النحل لم يعرض للهواء غدد ناسونوف الخاص به، ولكن يبدو أن النحل السارح قد قام بتعليم الطبق السابق استخدامه بالفرمون ذو الآثـار القدمية عندمـا كان يحط عليه،

كمـا يبدو أنه فعل ذلك بغض النظر عما إذا كانت عملية السـروح ناجحـة بالنسبـة لـه (أي حصل علـى غذاء مناسـب) في هذا المكان أم لا. ومن الضروري للنحلة عندما تحط على مكان نظيف خالي (بدون تعريض غدة ناسونـوف الخاصـة بهـا) أن تفضله وبالتـالي فإن النحـل الآخر يفضل هذا المـكان أيضا. ومن الواضح أن الشغالات تعلّم مكان التغذيـة بالفرمون ذو الآثار القدمية الذي يؤدي إلى ظهور سلوك الترحل في النحل الذي يدعم مكان السروح المناسب. وفي تجارب وضعت فيهـا مكعبـات من مواد لاصقـة أو شبـاك سلكية على أرضيـة الخلية ليسير فوقها النحل العائد من السروح، وعندمـا تؤخـذ هـذه المكعبـات وتوضـع في أماكن السروح خارج الخلية فإنها تدعم عملية انجذاب النحل السارح لعـدة ساعات. ومـن هذه النتيجـة يقترح أن الإفـراز الموضـوع عنـد مدخـل الخليـة وفي أماكن السروح هو نفس الفرمون [٢٤]. وتجدر الإشارة إلى أنه بالرغم من موافقة معظم الباحثين على النتائج التي تم الحصـول عليهـا عند اختبـار الإفـراز الرسغي في الشغالـة ، فـإن القليل مـن الباحثـين لم يلاحظوا اي انجذاب للنحـل لمدخـل الخليـة أو لاماكـن السروح [٣٣].

وقـد قورنت جاذبيـة فرمون ناسونـوف المصنع يحط النحل السارح علـى الأطباق الزجاجية المحتوية علـى محلول سكري، مـع تلك الجاذبية التـي تنشأ عن الفرمـون ذو الآثـار القدميـة [٢٢]. وقـد وجـد أن الأطبـاق المعلمـة بالفرمـون ذو الآثـار القدميـة تم زيارتهـا أكثر من الأطبـاق النظيفة ، بينمـا الأطباق المعلمـة إما بالفرمون ذو الآثـار القدمية أو بفرمون ناسونـوف المصنـع كانـت درجـة جاذبيتهـم للنحل السارح واحدة. أما الأطبـاق المعلمة بكلا الفرمونين فقـد زاد معدل الزيـارات لها بواسطـة النحل السارح بدرجة كبيرة بالمقارنة بباقي الحالات الأخرى. وقد أوضحـت هذه التجارب أن الفرمون ذو الآثار القدمية يعزز قوة جذب فرمون ناسونوف للنحل السارح الذي تعود على زيادة هذا المكان للحصول على الغذاء.

دور الفرمونات في تثبيط تربية الملكات والتطريد.

Role of pheromones in inhibiting queen rearing and swarming

اقـترح بعض الباحثين أن إفراز الغدد الرسغية في الملكـة يلعـب دورا في تثبيـط بنـاء البيـوت الملكيـة وبالتـالي في تثبيط تربيـة الملـكات والتطريد. خلال الربيـع أو الصيـف، تتضاعـف الطوائـف بالتطريد ، وتكون البداية بناء البيـوت الملكية بواسطة الشغالات علـى امتداد الحواف السفلية للقرص الشمعي. ويبدو أن التطريد ينتج بسبب التزاحـم الشديد لأفراد الطائفة وازدحـام عش الحضنة في الخليـة أو في العش. حيث يوجد أكثر من الحـد الحرج للكثافة العددية التي تمثل في المتوسط

٢-٣ شغالـة نحلـة في السنتيمـتر المكعـب من حجم الخليـة، وعندهـا يتم بناء عـدد من البيـوت الملكية. ويرتبط عـدد البيوت الملكية بالطبـع بالكثافة العددية لأفـراد الطائفـة [٢٨]. وقد لوحـظ أن الطائفة فائقة الازدحـام بالنحل تحد من حركـة الملكة على القرص الشمعي، وقد تمنع حركتها على امتداد الحواف السفلية للقرص المحتـوي علـى عش الحضنـة. كمـا يحد الازدحام العالي مـن دوران النحل الرسول، وتكون النتيجـة انخفاض في الانتشار الثابـت لفرمون الملكة على الشغالات، وبالتالي تتحرر هذه الشغالات من أي مثبطات وتبـدأ في بناء البيـوت الملكية، ولكن أظهرت الدراسات أن الشغالات لاتمتنـع عن بناء البيت الملكي عندما تدعم الخلية فائقة الازدحام بمصدر صناعي من الفرمـون، وأن وجـود أي مادة مثبطـة أخرى تبدو ضرورية. ونظرا لأن الملكـة تضع إفراز غدد رسغها على القرص الشمعي أثناء سيرهـا عليه، فقد أجريت الاختبارات على مستخلصات غدة الرسغ ووجد أن هذا المستخلص لم يثبط بنـاء البيوت الملكيـة. أما إذا تم التدعيم والإمداد بخليط مستخلصي الفكوك العليا ، فإن بنـاء هذه البيوت يثبط في حالة فـرط الازدحام خلال موسـم التطريد [٢٨]. ويظهر من هـذه التجارب، أن الفرمـون ذو الآثـار القدميـة للملكة يلعـب دورا في التحكم في التطريد في الطوائف فائقة الازدحام. وهذا يدعم المثـل التـالي والخاص بالسلوك الـذي ينظم بفرمونين.

رابعاً: شمع النحل وبناء القرص

Beewax and the construction of the comb

يعتبر بنـاء القرص الشمعـي من العمليـات ذات الأهمية القصوى في الطائفة. فعند دخول الطرد العش الجديد لا يمكنه الحيـاة بدون عيون سداسية يربي فيها حضنته ويخزن فيها عسلـه وحبوب لقاحه (الشكل رقم ٨,١٣). وتعطـي الأولوية لهذه العملية التي تقوم بها الشغالات، حيث أوضحت إحدى الدراسات أن الطائفة يمكنهـا الانتهاء من أكـثر من ٩٠ ٪ من بنـاء قرصها

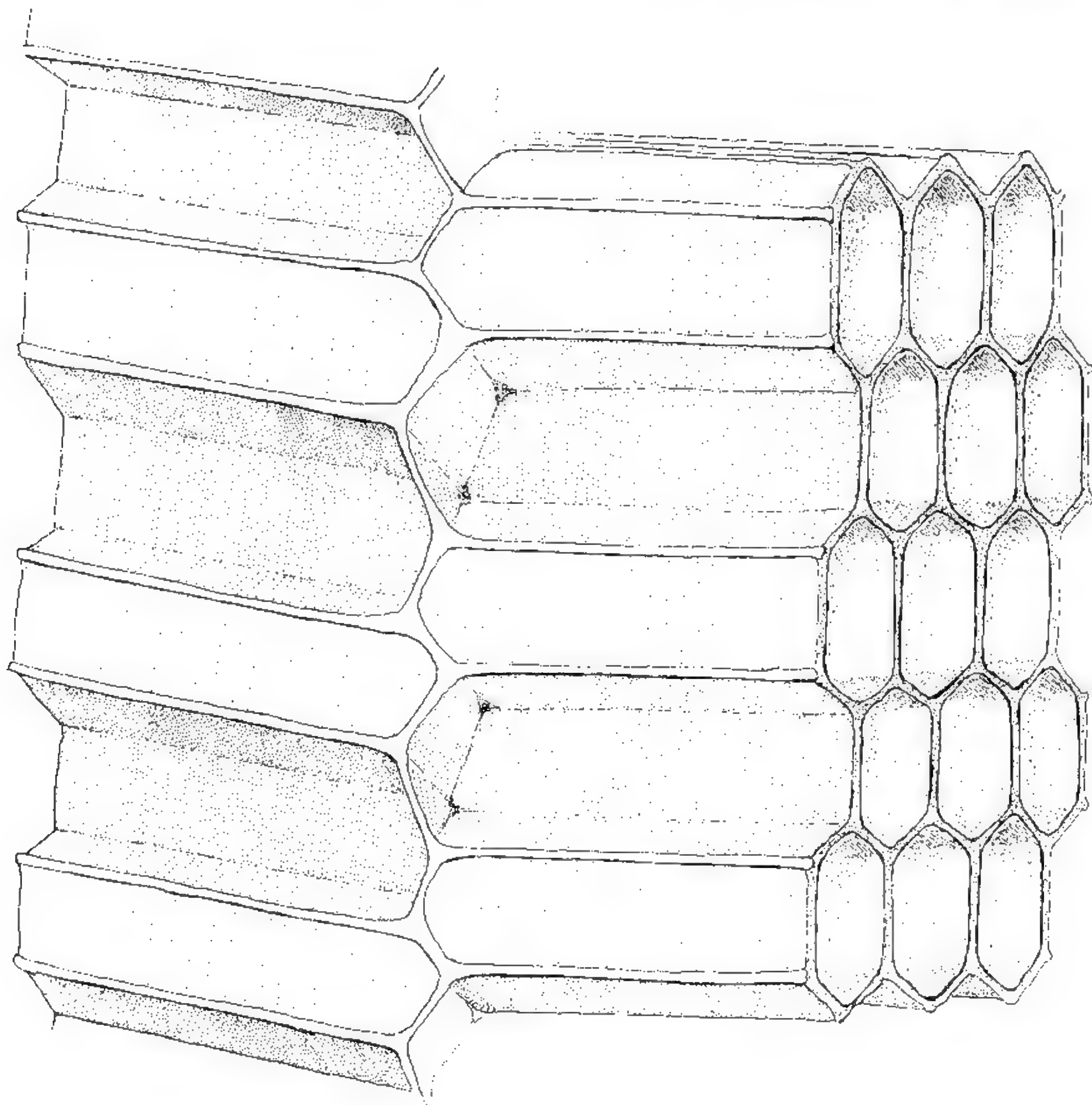
بالرغم من الحقيقة التي توضح أن إنتاج شمع النحل يستنفذ طاقة عالية جدا في الشغالات المنتجة، حيث يستهلك كيلوجراما من العسل بالإضافة إلى كمية غير محدودة من حبوب اللقاح لإنتاج ٦٠ جراما فقط من الشمع، وبالتالي فإن بناء القرص يتكلف في خلية متوسطة حوالي ٧كيلوجرامات من العسل [٣٥].

تركيب غدد الشمع وإنتاج الشمع :
Structure of the wax glands and the production of wax

توجد أربعة أزواج من غدد الشمع على الصفائح البطنية للحلقات البطنية من الرابعة إلى السابعة في الشغالات (الشكل رقم ١٤, ٨أ). وتتداخل الصفائح البطنية مع بعضها البعض، حيث تتداخل الحافة الخلفية لواحدة مع الحافة الامامية للصفيحة التي خلفها (الشكل رقم ١٤, ٨ب) ونظراً لوجود غدد الشمع في مقدمة كل صفيحة بطنية، فإن هذه الغدد تكون في العادة مختفية بالرغم من أنه عند نشاطها، تكون قشور الشمع التي أنتجتها من هذه الغدد مرئية بجانب الصفائح البطنية المتداخلة. إذا أذيلت الصفيحة البطنية السابقة فإن مساحتين كبيرتين، بيضاويتي الشكل ذات لون أصفر شاحب اللون تظهران على الجليد، وكل واحدة من هاتين المساحتين تسمى مرآة الشمع Wax mirror (الشكل رقم ١٤, ٨ ج). وهاتان الصفيحتان الجليديتان اللامعتان تعلوان معقد غدة الشمع، الذي يتكون من ثلاثة أنواع من الخلايا: خلايا طلائية غدية خاصة Specialized glandular epithelial cells وخلايا الجسم الدهني Fat body cells والخلايا الخمرية Oenocytes [٣٦]،[٣٧]، ويفرز الشمع من خلال جليد المرايا الشمعية. وإذا أزيل الشمع من هذه الصفائح، فإنه يمكن رؤية شكل سداسي الأضلاع شبه منتظم يقابل نظيره من الخلايا الطلائية التي تقع تحت الجليد الرقيق للمرايا. ويمكن رؤية قطرات كروية Globular droplets من الشمع مفرزة خلال هذا السطح وتلتحم مع بعضها لتكوُن طبقة من الشمع. تظهر القطرات المتتابعة تحت هذه الطبقة وترتبط معها وتزداد مكونة صفائح متعاقبة غير منتظمة الشكل من قشور الشمع التي تغطي كل سطح المرآة. ويتراوح سمك هذه القشور عادة من ٢٠٠ – ٥٠٠ ميكرومتر، ولو أنه تم تسجيل قشور شمعية وصل سمكها إلى ملليمتر واحد.

الإفراز الشمعي في الغدد وانتقاله عبر الخلايا :
Wax secetion in the glands and transport across the cells:

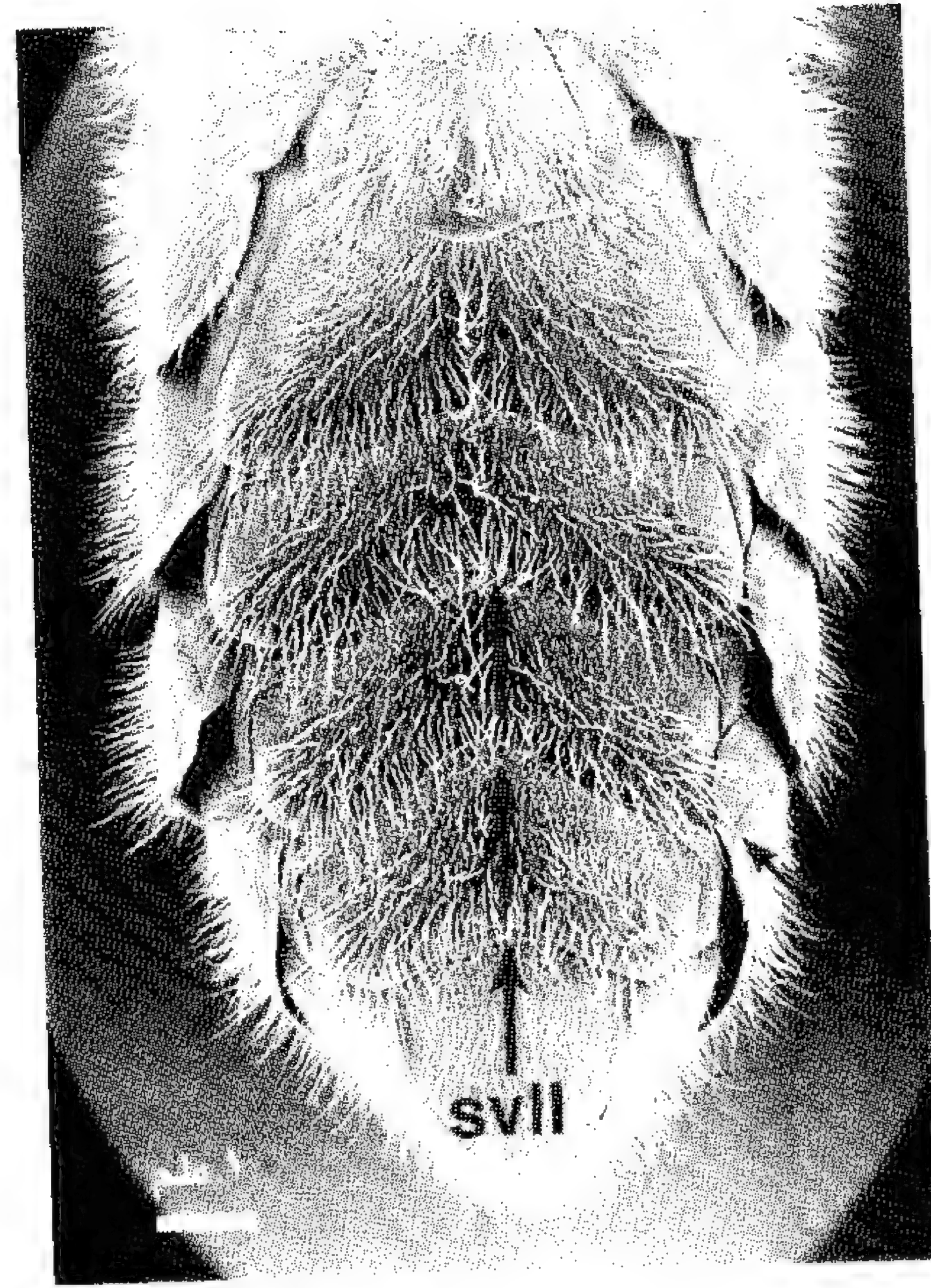
بالرغم من الأهمية الكبيرة للشمع بالنسبة للنحل وللنواحي التجارية للإنسان، إلا أن التفاصيل الكاملة عن إنتاجه لازالت جميعها غير معروفة حتى الآن. تسمح دراسة التركيب الدقيق للغدة ببعض التبصر في الطريقة التي يتم بها إنتاج الشمع وتلقي الضوء على بعض المعوقات. يفرز الشمع من الخلايا الطلائية التي تقع تحت جليد مرآة الشمع، وهو جليد رقيق يتكون من طبقة من دهن موجه Oriented lipid وطبقة متجانسة من الجليد الأولى Procuticle، وجميع هذه الطبقات لا يتعدى سمكها ٣ميكرومتر [٣٧]. ويلاحظ أن الطبقة السمنية الموجودة في السواد الأعظم من جليد الحشرات لا توجد في جليد مرآة الشمع. يوجد بالجليد قنوات ثقبية دقيقة تمتد من الخلايا الطلائية إلى طبقات الجليد الخارجية، حيث تجري عمليات مختلفة بطبقة الجليد ذات التكوين المستكمل. وتتضمن هذه العمليات الإفراز، وإصلاح الطبقة الشمعية الرقيقة التي توجد على سطح معظم الجليد، ودبغ وتصلب الطبقة الجليدية الخارجية. وقد توظف القنوات الثقبية أيضا كهيكل خلوي Cytoskeleton لتثبيت الخلايا الطلائية مع طبقة الجليد الأولى. ومن الناحية البعيدة، تحتوي القنوات الثقبية على خيوط يحتمل أن تكون من الشمع، وتستمر

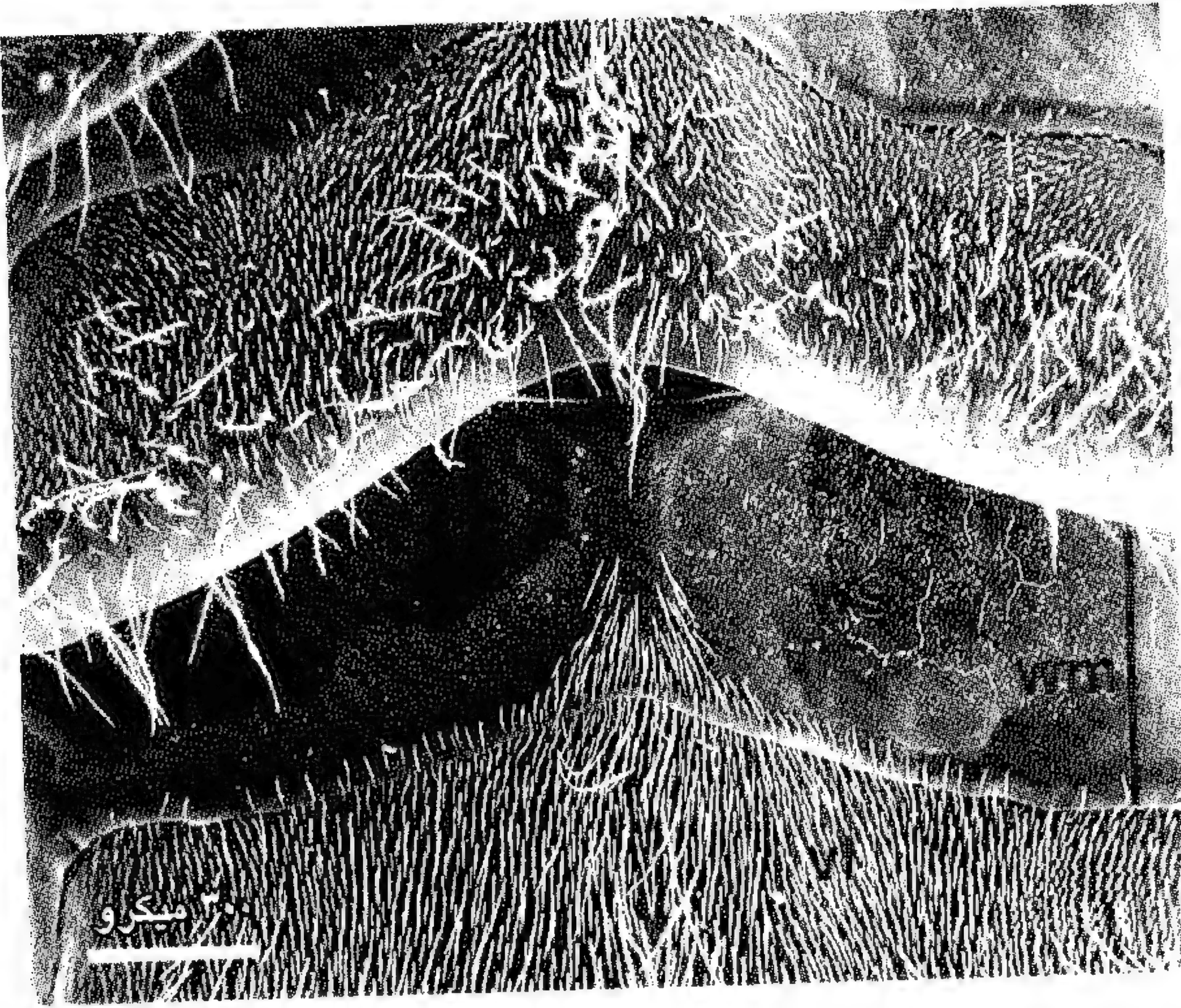


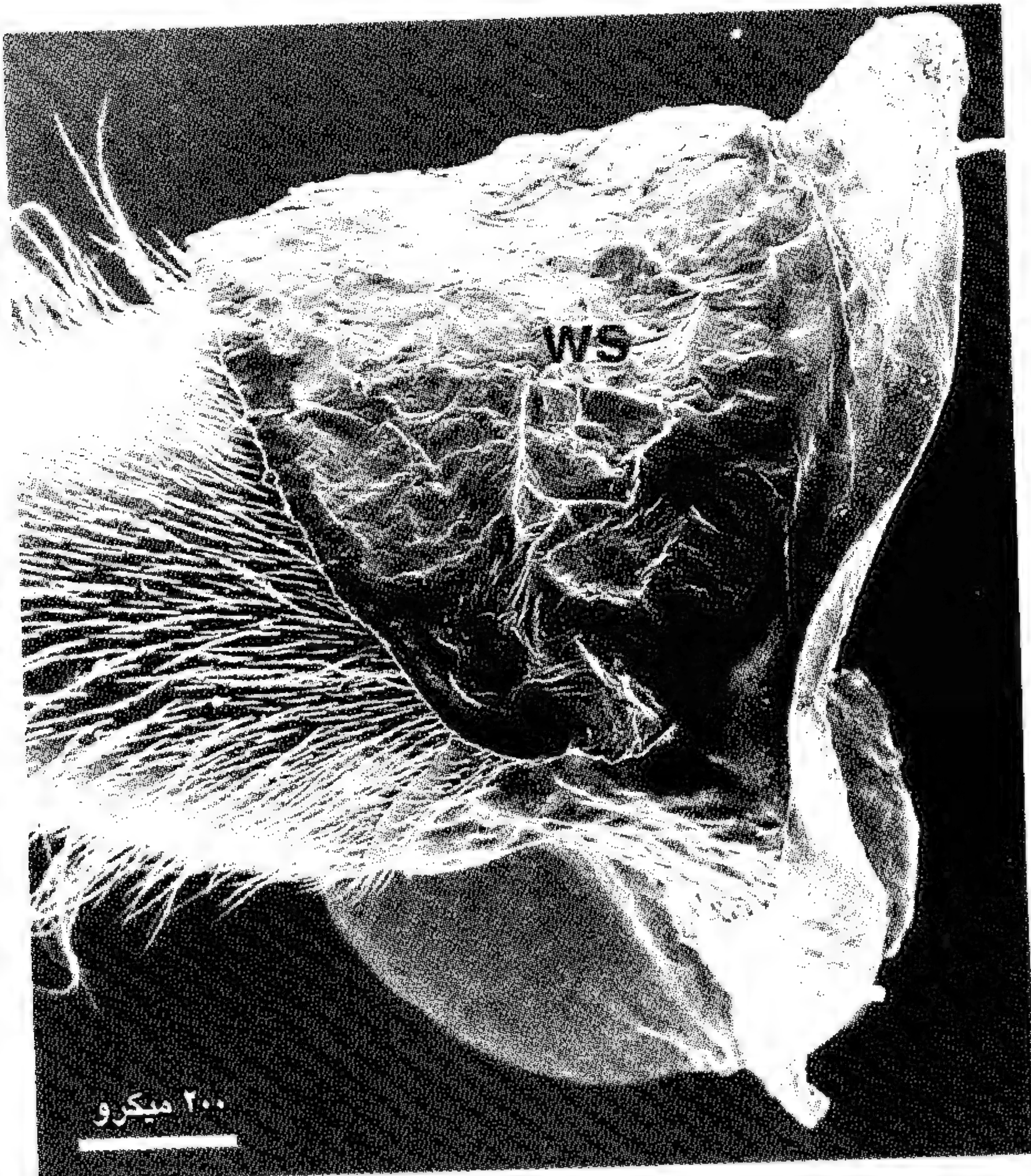
الشكل رقم (٨,١٣). مقطع في قرص يوضح التركيب الداخلي للعين السداسية.

هذه الخيوط في قنوات دقيقة جدا تعرف باسم القنوات الشمعية Wax canals لتصل إلى طبقة الكيوتيكيولين. في المرايا الشمعية (الشكل رقم ٨,١٥ أ ب)، يختلف تركيب طبقة الجليد الأولى الرقيقة عن باقي جليد النحلة وعن باقي جليد الحشرات الأخرى في أن القنوات الثقبية تملأ بخيوط قطرها يتراوح ما بين ١٠ - ٣٠ نانومتر. وتتحول الأغشية القمية للخلايا الطلائية إلى ثنايا وتتداخل مع طبقة الجليد الأولى تاركة فراغات بين الخلايا والجليد. وتبدو هذه الفراغات بين الخلوية ممتلئة بمجاميع من الخيوط المتحركة التي تدخل القنوات الثقبية وتمتد لاعلى في منطقة الجليد الأولى إلى أن إلى تصل طبقة الكيوتيكيولين ولأسفل إلى أن تدخل في الخلايا الطلائية [٣٧].

تستطيل الخلايا الطلائية في الغدة النشطة لتصل إلى حوالي ٤٠ ميكرومترا مكونة طبقة ذات سياج واضح (الشكل رقم ٨,١٥ ج)، وليس لهذه الخلايا قنوات تجري خلال الجليد الذي يمكن رؤيته على السطح الخارجي، ولا تتصل بالخلايا القنوية التي تصب للخارج. تقع تحت الخلايا الطلائية خلايا الجسم الدهني ويوجد بين هذه الأخيرة الخلايا الخمرية Oenocytes بحيث تكون خلية واحدة لكل خليتين أو ثلاثة من خلايا الجسم الدهني، مع ملاحظة أن النسيج





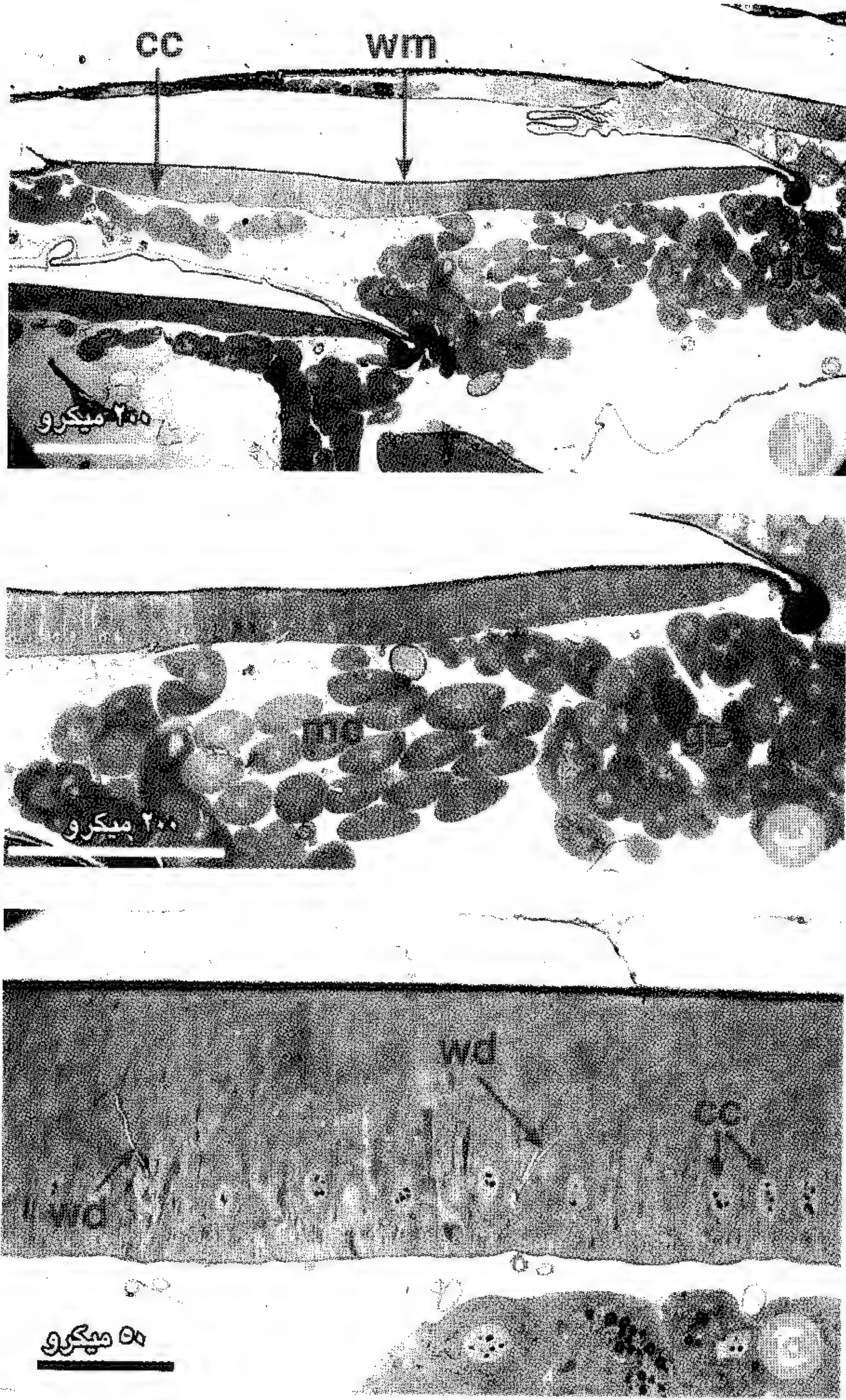


الشكل رقم (٨,١٤). غدد الشمع

(أ) منظر بطني لجسم النحله يوضح ستة صفائح بطنيه من السبع صفائح. تقع الغدد الشمعية تحت الصفائح من الرابعة إلى السادسة (سهم). صفيحة ظهريه (t SVII) آخر صفيحة بطنيه (السابعة). (ب) فصلت الحلقة البطنيه الخامسة عن الصفيحة البطنيه السادسة لتوضح القشور الشمعية (WS) التي تغطي مرآة الشمع(wm). يبدو الشمع افتح من مرآة الشمع. يحتوي على كمية كبيرة من الرغوة التي هي عبارة عن الشمع الذي يغطي مرآة الشمع، وهو يشبه معجون الأسنان أثناء خروجه من الأنبوب.

(ج) تشريح لحلقة بطنيه يوضح القشور الشمعية (WS) التي يغطي مرآة الشمع.

كله يكون غنيا ومدعما بالقصبات الهوائية [٣٧]. وتجدر الإشارة أن اشتراك هذين النوعين من الخلايا مع الخلايا الطلائية الغدية هو أمر شائع في الغدد ذات الإفراز الخارجي في الحشرات، بما فيها غدة ناسونوف في النحلة ، ويمكن أن يحدث نشاط تحفيزي بين الثلاثة أنواع من الخلايا لإنتاج الإفراز الغدي. وتجدر الإشارة أن الغدد الشمعية لا تكون نشيطة خلال فترة حياة الشغالة كلها. فالخلايا تبدأ في الزيادة في الحجم خلال اليومين الثاني والثالث من حياة الشغالة وتصل إلى أقصى حجم لها خلال الفترة من اليوم الخامس إلى اليوم الخامس عشر، بعد ذلك تبدأ في التناقص ببطء، ويرتبط نشاط الغدة بالفترات التي تقضيها الشغالة في تغطية العيون السداسية أو بناء وإصلاح القرص الشمعي [٢٣]. ويعتقد أن نمو وابتلاع الخلايا الطلائية والخمرية وخلايا الجسم الدهني يرتبطان ارتباطا وثيقا بواجبات الشغالات التي تؤديها داخل الخلية. وقد أوضحت الدراسات النسيجية أنه خلال فترة الإفراز تمر المادة أولا من خلايا الجسم الدهني، بعد ذلك من الخلايا الخمرية إلى داخل الخلايا الطلائية [٣٧]. وعند تعليم مجموعة خلات مشعة في الدهون وجد، من نتائج الدراسة، ظهور مناطق مخلقة بواسطة خلايا الجسم الدهني والخلايا الخمرية؛ فالاسترات Esters تنتج بواسطة خلايا الجسم الدهني أما الكربونات المائية Hydrocarbons والأحماض الدهنية الحرة Free fatty acids فينتجا بواسطة الخلايا الخمرية. بعد ذلك ينقل كلا النوعين من الخلايا منتجاتهما إلى الخلايا الطلائية [٣٥]. ويبدو أن للجسم الدهني والخلايا الخمرية إسهاماتهما الأساسية في إفراز الشمع، أما دور الخلايا الطلائية في هذه العملية فغير واضح. وقد ذكر بعض الباحثين انهم لم يتمكنوا من إيجاد بعض العضيات (التراكيب الحيوية) في الخلايا الطلائية والشائع وجودها والضرورية للإفراز [٣٥]، بينما ذكر البعض الآخر أنها توجد في خلايا الغدة النشطة، مع وجود زيادة في حجم النواة حيث ترتبط مع التخليق الزائد والنشاط الإفرازي للخلايا. واقترح هؤلاء الباحثون أن الخلايا مسؤولة عن تخليق جزء من المركب البروتيني الداخل في تركيب الشمع، ومن الممكن أن تكون مسؤولة عن تخليق بعض مكونات الشمع الأخرى [٣٧]. أما باقي المركب البروتيني فقد اختلفت الآراء حول مصدره ما بين مصدره الهيمولمف أو مصدره الجسم الدهني.



الشكل رقم (١٥ ,٨). مرآة الشمع

(أ) قطاع بالمجهر الضوئي لإسترنة شغالة نحل العسل في منطقة مرآة الشمع (wm). يظهر بوضوح الخلايا العمادية (cc) المرآة الشمعية تحت الجليد الذي يكون المرآة. ترتبط الغدة بخلايا خمرية وخلايا الجسم الدهني (gc)

(ب) منظر للمنطقة التي تقع تحت مرآة الشمع بالقوة الكبرى للمجهر الضوئي. لاحظ الخلايا العضلية (mc) والخلايا الخمرية وخلايا الجسم الدهني (gc).

(ج) خلايا عمادية (cc) تحت جليد مرآة الشمع ، ويظهر قطاعات من قنوات الشمع (wd).

كيف يصل الشمع إلى سطح المرايا الشمعية ؟
How does the wax reach the surface of the wax mirrors ?

إن الآلية المضبوطة لوصول الشمع إلى سطح المرايا الشمعية غير واضحة. ويعتقد أن الجهاز الخاص بالقنوات الثقبية المليء بالخيوط التي تتكون من شمع تمتد لأعلى في القنوات الشمعية. ويبدو أن ذلك يؤدي إلى تكوين جزء آلية الانتقال، حيث تحمل

الشمع أو مشتقاته قريبا من سطح المرايا الشمعية. هذا وقد ادى وجود إنزيمات الإستراز Esterases (وهي الانزيمات التي تعمل على تحليل الإستر المرتبط مع الدهون (تحللا مائيا) في منطقة القناة الثقبية إلى إقتراح بان الخطوة النهائية في تخليق الشمع تحدث في او بالقرب من هذه المنطقة [٣٨]. وحتى في حالة حدوث ذلك تظل مشكلة المرحلة النهائية في انتقال الشمع عبر الطبقة الخارجية من الجليد قائمة حيث لا توجد ثقوب او قنوات تتخلل هذه الطبقة وتصلها بالخارج [٣٦]،[٣٩]. ولأن الشمع كاره للماء Hydrophobic ، فإنه من المحتمل أن ينقل عبر الطبقة الخارجية الرقيقة بمساعدة مواد محبة للدهون أو حاملة لها، حيث ان طريقة نقل مركب الكربون المائي Hydrocarbon بواسطة البروتينات معروف حدوثها في الحشرات الأخرى. وهذا قد يفسر وجود بعض البروتينات في شمع النحل [٤٠].

تركيب شمع النحل
Composition of beeswax

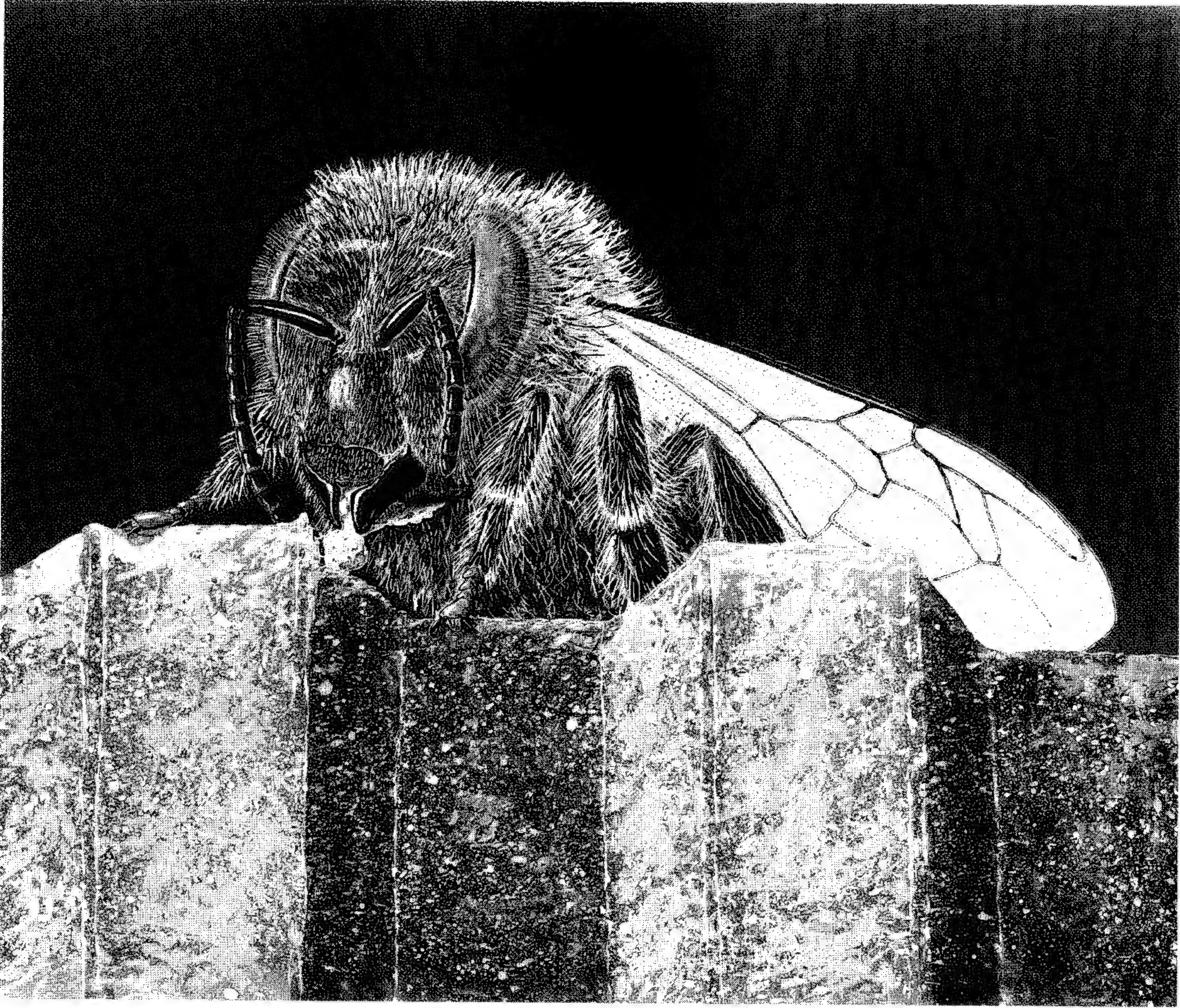
يعتبر الشمع المأخوذ من قرص أفرزته شغالات نحل العسل من النوع *Apis mellifera* خليط معقد من مركبات تحتوي على أكثر من ٣٠٠ ،مكون ولو أن كثير من هذه المكونات توجد بكميات ضئيلة جدا [٣٨]. وقد أعطى هذا التباين الهائل في تركيب شمع النحل كثير من الصفات الخاصة والفريدة. ويختلف شمع النحل اختلافا بينا عن الشموع النباتية. فللأول نقطة انصهار منخفضة نسبيا وتتراوح بين ٦٣° - ٦٤° م ويكون أكثر نعومة وليونة. وقد قام كثير من الباحثين بدراسة تركيب شمع النحل وخاصة الذي يفرزه النوع Apis mellifera لأهميته التجارية. فالجزء الكبير من الشمع يباع ليدخل ضمن مكونات صناعات مستحضرات التجميل ٤٠٪ Cosmetics industry)، بينما يستغل حوالي ٢٥-٣٠٪ منه بواسطة شركات الادوية، ومعظم المتبقي يستغل في صناعات الورنيش Polishes وفي الطباعة Engraving وفي طب الأسنان Dentistry وفي مصانع الحلوى Confectionery manufacture.

إن المكونات الأساسية لشمع النحل هي الهيدروكربونات (الكربونات المائية) (١٤٪)، والاسترات الاحادية (٣٥٪)، والاسترات الثنائية (١٤٪)، وهيدروكسي الاسترات العديدة Hydroxypolyesters (٨٪)، والأحماض الحرة (١٢٪) [٣٨]. كل هذه المجاميع من الدهون بالاضافة إلى باقي المجاميع الخمسة الاخرى الموجودة وعدد لا بأس به من المكونات الإضافية تشكل تركيب الشمع. بينما يختلف تركيب الشمع الطازج المأخوذ من قرص تم فرزه بواسطة النحل من النوع *Apis mellifera* اختلافا بسيطا بين العينات التي تم اخذها، إلا أن الشموع المأخوذة من نحل العسل الآسيوي *A. dorsata* ، *A. florae* تختلف في تركيبها عن تلك المأخوذة من *A. mellifera* ، كما تختلف فيما بينها. ومن جهة أخرى فقد وجد أن شمع القرص يختلف بعض الشيء في تركيبه عن قشور الشمع الطازجة المأخوذة مباشرة من الشغالات. فالشمع الأخير يكون ممضوغا ومختلطا بلعاب الشغالات لتنعيمه، وبالتالي فإن إنزيمات الليباز الموجودة في اللعاب تقوم بتحليل ثنائي أسيل جليسرولات diacyl-glycerols (الاسترات الثنائية diesters) الموجودة في قشور الشمع المفرز إلى أحماض دهنية، و أحادى اسيل جليسرولات Monoacyl-glycerols (الاسترات الاحادية Monoesters) في شمع القرص. وتوجد مواد أخرى في شمع الاقراص القديم مثل جلود انسلاخ Exuviate اليرقات، بالإضافة إلى الخيوط الحريرية التي تغزل بواسطة هذه اليرقات.

كيف ينظم نشاط بناء القرص ؟
How is comb - building activity regulated ?

كما سبق أن ذكرنا، يستنفد بناء قرص شمعي (الشكل رقم ٨,١٦) طاقة عالية جدا، لذلك فانه من المفترض أن تنظم عملية البناء في العش أو الخلية. وعند تواجد طائفة جديدة، يقوم النحل بتجديد بناء الاقراص مباشرة كضرورة عن طريق بناء مجموعة صغيرة من هذه الاقراص تكفي لإنتاج الحضنة، وتخزين الغذاء، بعدها يمكن إضافة أقراص جديدة عند الحاجة. إن النحل القادر على بناء الأقراص هو في العادة النحل الذي أنهى أعماله في منتصف عش الحضنة، مثل تغذية الحضنة وتغطية عيون الحضنة السداسية ورعاية الملكة، وبالتالي قام بتغيير أعماله التي ترتبط بالمناطق المحيطة بالخلية مثل الحصول على الرحيق.

وحبوب اللقاح وتخزينهما داخل الخلية وتصليح أي تلف يحدث في الاقراص الشمعية الموجودة وبناء الجديد منها [٤١]. ويبلغ معظم هذا النحل من العمر ما بين ١٠-٢٠ يوما، حيث تصبح الغدد تحت البلعومية غير قادرة على إفراز غذاء الحضنة ،ولكن تصل الإنزيمات اللازمة لإنتاج العسل وغدد الشمع فيها إلى قمة نشاطها خلال هذه الفترة من العمر. في الطوائف المستقرة، يمكن بناء اقراص شمعية جديدة



الشكل رقم (٨,١٦). شغالة نحل العسل تبني عين سداسية شمعية مستخدمة فكوكها العلوية في معالجة القشور الشمعية.

عندما يجد النحل مصدرا لتدفق رحيق على درجة عالية من الجودة مع وجود نقص في مساحة تخزين هذا الرحيق بالأقراص الشمية الموجودة وبالرغم من أن هذا لا يعتبر مؤشرا صحيحا ومباشرا على احتياج النحل لمساحة أوسع للتخزين داخل الخلية، إلا انه لوحظ أن التحكم في بناء القرص الشمعي عند وفرة الرحيق خارج الخلية مع قلة مساحة التخزين بالداخل والتأكد من ضرورة بناء قرص شمعي جديد، كل ذلك يرتبط بالاحتياجات الفعلية للطائفة. ففي الخريف، عندما تتوقف الملكة عن وضع البيض لتجهيز الطائفة للدخول في فصل الشتاء، تبدأ الشغالات في استعمال العيون السداسية التي كانت مخصصة لعش الحضنة في تخزين الرحيق إذا كان هناك تدفق خارجي منه، وذلك بدلا من بناء قرص شمعي جديد. تمتنع الشغالات أيضا عن بناء قرص شمعي جديد في حالة التحضير للتطريد. وبينما تؤثر هذه العوامل السابقة على عملية بناء قرص شمعي جديد، فإن وجود وفرة من الرحيق بالبيئة الخارجية هو الذي يتحكم في عملية إصلاح قرص شمعي موجود فعلا داخل الخلية.

كيف يشعر النحل منفردا بالظروف التي عندها يحتاج إلى بناء قرص شمعي؟

يقترح فرضان [٤١]، الفرض الأول يفيد أنه طالما أن النحل الذي يقوم بعملية بناء القرص هو نفسه النحل الذي يجمع الرحيق من الخارج ويخزنه داخل الخلية، فإنه عند وجود نقص في مساحة التخزين يبقي هذا النحل الرحيق الذي جمعه في معدة العسل به، وأن انتفاخ الحوصلة في هذه الحالة وامتلائها بالرحيق يعتبر إشارة تنبه هذه النحلة إلى الحاجة لبناء قرص شمعي جديد. أما الفرض الثاني فيقترح أن زيادة الصعوبة في إيجاد مساحة لتخزين الرحيق يؤدي إلى زيادة فترة انتفاخ معدة العسل، وهذا يعمل كإشارة تنبيه للنحلة على بناء قرص جديد. وحتى الآن فإنه من غير الممكن تأكيد على صحة أحد هذين الفرضين في التأثير على سلوك النحل ليشعر بالظروف التي عندها يحتاج إلى بناء قرص شمعي جديد.

كيف تبني الشغالات القرص
How workers build comb?

يعتبر القرص قطعة معقدة من البناء الذي شيده النحل [٤١]. وعندما تبدأ عملية البناء في المكان الجديد فإن النحل يبدأ أولا في إزالة أي مادة موجودة على السطح العلوي للمكان لتنظيفه لعمل أساس قوي للقرص. بعد ذلك يتعلق كل النحل تقريبا، باستثناء النحل السارح، مع بعضه في سلاسل من هذا السطح ويتدلى منه مكونا تجمعا عنقوديا ليحافظ على درجة الحرارة عند ٣٥° م. ويبدو أن هذه الدرجة هي الأفضل لإفراز ومعالجة الشمع [٢٣]. وتحت هذه الظروف، عندما يجب على الطائفة حديثة التطريد أن تبني قرصا، يقوم النحل الأكبر سنا (الذي يصل عمره إلى حوالي ٣٠ يوما) بالاشتراك في إنتاج الشمع. تتكون قشور الشمع على المرايا الشمعية للنحلة بعد الوصول إلى مكان العش، ثم تزال بواسطة النحل باستعمال الأشواك التي تكون فرشاة حبوب اللقاح عند رباط قاعدة الرسغ للرجل الخلفية (الشكلين رقمي ٣٦، ٥ ب؛ ٣٧، ٥ ب). تمر قشور الشمع للأمام للزوج الأمامي من الأرجل حيث تضغط في اتجاه الفكوك العليا وتخلط باللعاب وتمضغ لزيادة مرونة الشمع ليصبح أكثر قدرة على التشكل. بعد مضغ قشور الشمع يلفظ للخلف في التجويف الذي يتشكل بواسطة الفكوك العليا المقعرة. لا تتم عملية انتقال قشور الشمع دائما بنجاح، حيث يسقط الكثير منها على قاعدة الخلية أو العش. وبالرغم من استرداد بعضها، إلا أن الباقي إما أن تجده شغالات أخرى وتستعمله في عملية إعادة بناء أي قرص، أو أن الشغالات تتخلص منه خارج الخلية مع باقي مخلفات الخلية أثناء تنظيفها [٣٥].

عندما تبدأ عملية بناء القرص في التجويف الطبيعي للعش، فإن أفراد النحل المحملة بعدد من قشور الشمع تتسلق قمة التجمع العنقودي وتضع الشمع الممضوغ على هيئة دعامات قصيرة على سطح التجويف. وكلما زاد عدد النحل الذي يضع شمعه، تندمج هذه الدعامات مع بعضها مكونة قمة طولها عدة ملليمترات وعمقها يتراوح ما بين ٢- ٤ ملليمترات [٤٢]. عند هذه المرحلة يبدأ النحل في بناء العيون السداسية بنظام الخلف للخلف؛ أولا بحفر عرض العين السداسية للشغالة في ناحية واحدة من القمة الشمعية ووضع الشمع الناتج عن الحفر حول حافة تجويف العين، بعد ذلك يتم حفر عينين سداسيتين من الجانب الآخر من القمة الشمعية مع وجود جدار يفصل العينين ويقع عكس مركز العين السداسية الأولى. وكلما دعمت حواف هذه العيون الجديدة بالشمع فإن جدرها تستطيل تدريجيا وتجاور الجدر التي تقع على زاوية مقدارها ١٢٠° م. بعد ذلك يقوم النحل بكشط من كلا الجانبين ليكون السطح ناعم ويضع الزيادة من الشمع على سطح جدر حيث يمكن تكرار هذه العملية مرات و مرات حتى يستكمل بناء العين. وبينما يحدث ذلك، يتم حفر العيون المجاورة ويتم بناء جدرها بنفس الطريقة. إن النظام سداسي الأضلاع للعيون في القرص يهدف إلى اقتصاد استعمال الشمع لأنه يمكن الحصول على أعداد هائلة من العيون في وحدة المساحة بدون أي ثغرات بين هذه العيون، فمثلا؛ في حالة العيون الدائرية يكون لكل منها محيط كبير، وبالتالي يمكن استعمال الكثير من الشمع في وحدة الحجم. وبتنظيم كلا جانبي القرص ببناء العيون بنظام الخلف للخلف، يمكن الحصول على الحد الأقصى من عدد العيون في وحدة المساحة [٢٣]. وعند خروج الحشرة الكاملة من عيون الحضنة، يمكن إعادة استعمال الغطاء الشمعي، كما يتم هدم أي بيوت ملكية شاغرة ويعاد استخدام شمعها في أي أعمال.

تبني ثلاثة نماذج من العيون على القرص، نموذجان منها على هيئة شكل سداسي الأضلاع، الصغير منها خاص بالشغالات ويبنى عند قمة ومنتصف القرص، أما الكبير فيبنى للذكور ويكون على طول الحافة السفلية للقرص. وكلا النوعان من العيون السداسية يمكن أن يستعملا في تخزين العسل وحبوب اللقاح وحتى الماء. أما البيوت الملكية فتكون كبيرة على هيئة مخاريط غير منتظمة الشكل وتبنى معلقة لأسفل من الحافة القاعدية للقرص. وتبنى هذه البيوت الأخيرة عندما تدعو الحاجة إلى ذلك، وحتى في هذه الحالة يتم بناء ١٠ -٢٠ بيتا فقط، وتزال هذه البيوت عندما تخرج أول ملكة جديدة. وتجدر الإشارة إلى أن حجم كل بيت من الثلاثة نماذج السابق ذكرها ثابت، ولكن قد يختلف باختلاف سلالة النحل وباختلاف عمر الطائفة. ويتراوح قطر كل عين من عيون الشغالات في النحل *A.m. ligustica* وباقي السلالات الأوربية ما بين ٢، ٥ - ٤، ٥ ملليمتر، وينخفض هذا القطر في حالة السلالة الإفريقية *A.*

m. adansonii حيث يتراوح مابين ٤,٨ -٩,٤ ملليمترا. وتبدى عيون القرص حديث البناء دقة فائقة: فسمك جدار العين في النحل من النوع *A. mellifera* يكون في المتوسط ٠,٠٧٢ و± ٠,٠٠٢ ملليمترا ، وتكون الزاوية بين جدران العيون المجاورة ١٢٠ درجة بالضبط ، والمسافة النحلية بين كل قرصين تم بناؤها هي ٠,٩٥ سنتيمترا [٤٢]. وتوجد اختلافات قليلة في هذه المقاييس في حالة الأقراص القديمة، حيث تكون العيون أقل انتظاما، ومن المحتمل أن يحدث ذلك نتيجة تربية عدة أجيال من النحل في هذه العيون، أو أن شكلها قد تغير نتيجة ثقل العسل المخزن بداخلها [٢٣]، [٤١]، [٤٣]. فالقرص يمكن أن يحافظ على شكل عيونه السداسية المخزن فيها العسل حتى ٢٠مثل وزنه عسلا، حيث يمكن تخزن ٢٢كيلوجراما من العسل في كيلوجرام واحد من الشمع [٢٣].

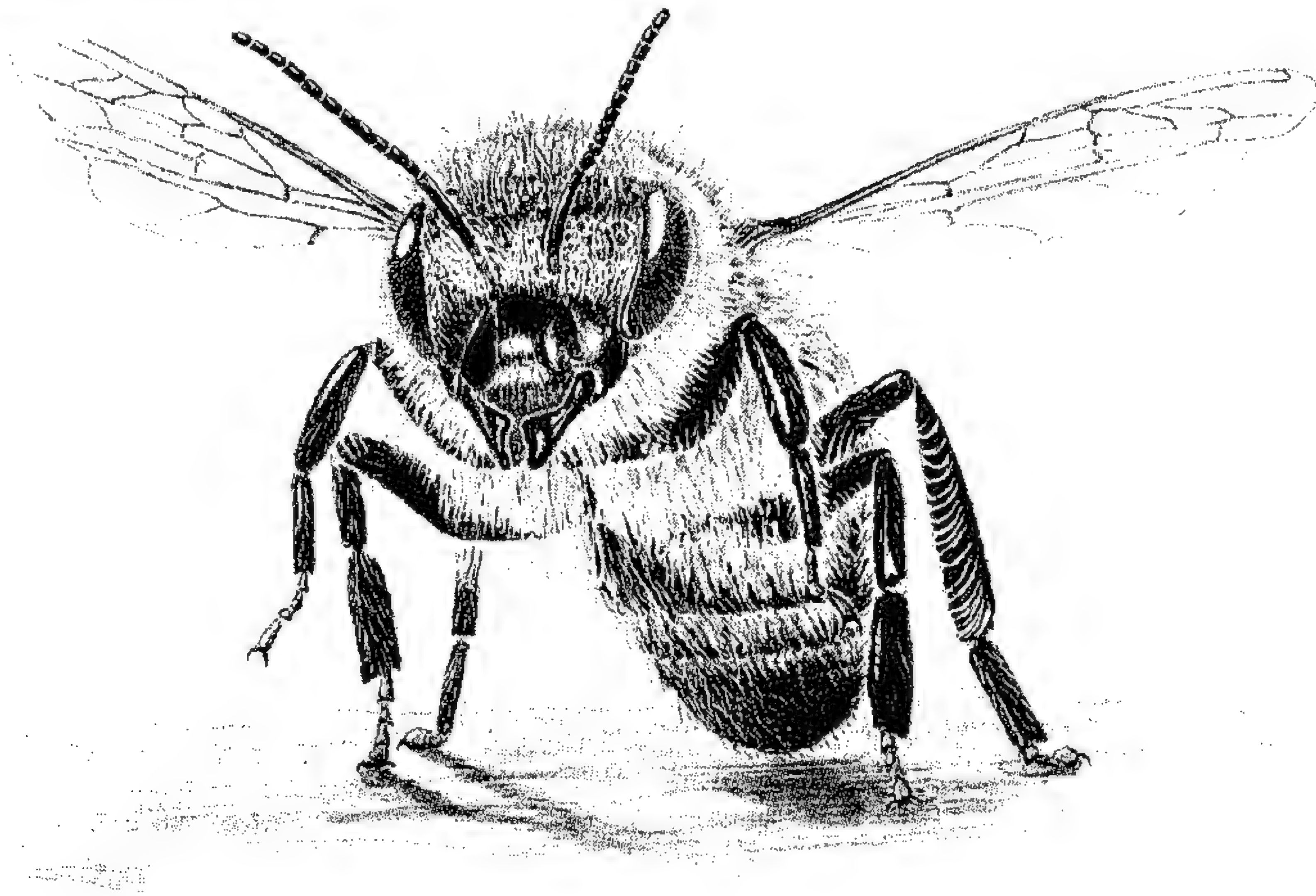
كيف تدير الشغالات بناء القرص بهذه الدقة؟

يعتقد أن الصفائح الشعرية في الرقبة تسمح للنحل بتحديد خط الجاذبية الأرضية (انظر الفصل الرابع)، وبالتالي يمكن للنحل أن يبني الأقراص بحيث تكون معلقة رأسيا وتصطف موازية بعضها البعض على مسافات منتظمة. فإذا ضعفت الصفائح الشعرية فإن النحل لا يمكنه بناء القرص [٤٤]. ومن الغريب أنه، يمكن لمجموعة من الشغالات المعرضة لصفر جاذبية أرضية على مساحة مختبرة أن تبني عيون سداسية قابلة للاستعمال [٤٠]. وهذه النتائج المتضاربة يمكن أن تعيق عملية التفسير. ويبدو أن أعضاء الحس الموجودة على أطراف قرون الاستشعار (الفصل الأول) تستعمل في التحكم في سمك ونعومة جدر العيون، وعندما تقوم النحلة بحركات مستوية على جدار العين مع ظهور الحواف المنحنية للفكوك العليا، فإنها تمس في نفس الوقت أطراف قرون استشعارها على الجدار. ويعتقد أن ذلك يجعل النحلة قادرة على إظهار التغيرات المكانية على الجدار عندما تعمل عليه. وينتج عن إزالة أطراف قرون الاستشعار وجود جدر ذات ثخانات مختلفة [٤٦]، ولو أن قرون الاستشعار لا تبدو كتراكيب تتحكم في القطر أو الزاوية بين جدر العيون المتاخمة. ويجب أن يكون للملكة القدرة على ملاحظة قطر العين السداسية لتضع البيض المناسب في العيون السداسية للذكور والشغالات ذات المقاييس المختلفة. قبل وضع البيض، تدخل الملكة رأسها وأرجلها الأمامية في العين السداسية، بعد ذلك تكون قادرة على وضع البيضة المناسبة المخصبة (شغالة) أو غير مخصبة (ذكر). ويعتقد أن الملكة تستعمل أرجلها الأمامية أداه لقياس قطر العين، حيث ثبت من تجربة بتر الأرجل الأمامية للملكة عدم ضبط الملكة لوضع البيضة المناسبة في العين المناسبة. كما وجد أن إزالة الرسغ له تأثير قليل في هذا الصدد، وإزالة الساق والفخذ ينتج عنهما حدوث بعض الأخطاء، بينما إزالة منطقتي المدور Trochanter والحرقفة Coxa ينتج عنهما عدم قدرة الملكة تماما على قياس العين السداسية [٣٥]. ومن المحتمل أن تستعمل شغالات نحل العسل أرجلها الأمامية في نفس العملية لرصد قطر العيون السداسية التي تحت الإنشاء، ولكن من المستحيل التأكد من ذلك لأن هذه الشغالات لا يمكنها معالجة الشمع وبناء العيون السداسية بدون استخدام أرجلها الأمامية.

ولقرص الشمع حديث التكوين رائحة مميزة، ويبدو أن ذلك يعزي إلى وجود بعض المركبات داخل الشمع ينتجها النحل وهي بالتحديد أوكتانالOctanal ، نونانال Nonanal، ديكانال Decanal. فورفورال Furfural ، بنزالدهيدBenzaldehyde،

١- ديكانول Decand-1 للقرص الفارغ والروائح المتطايرة منه تأثير على السلوك التخزيني Hoarding behavior على النحل السارح، ويقترح أن هذه المواد المتطايرة يمكن أن تنظم كفرمونات [٦]. وقد ظهرت نتائج متضاربة عند تقييم هذه المواد المتطايرة، ففي بعض الحالات زادت هذه المواد من السلوك التخزيني وفي حالات أخرى قللت هذه المواد من هذا السلوك، لذلك فإن تأثير هذه المواد كفرمونات لا تزال غير مؤكدة وتحتاج إلى المزيد من الدراسات.

الشكل رقم (٩,١). الرمح في شغالة نحل العسل بعد نزعه من حجرة اللسع، يتكون الرمح من المنطقة الظهرية (sty) التي تمتد داخل الجزء المنتفخ أو البصيلي (bu) من قاعدته، والمنطقتان البطنيتان وتظهر منطقة بطنية واحدة بوضوح في هذا الشكل. يرقد على هذا الجزء المنتفخ أو البصيلي غشاء مزود بالعديد من الشعيرات. ويظهر هذا الغشاء عندما تكون آلة اللسع في وضع الاستعداد للدفاع، لتسمح للفرمون التحذيري المتطاير والموجود على هذه الشعيرات بالإنتشار في المنطقة المحيطة.



الشكل رقم (٩,٢). إحدى الشغالات تظهر سلوكها الدفاعي برفع الجزء الأمامي من جسمها، وفتح الفكين العلويين من أجزاء فمها وفرد أجنحتها.

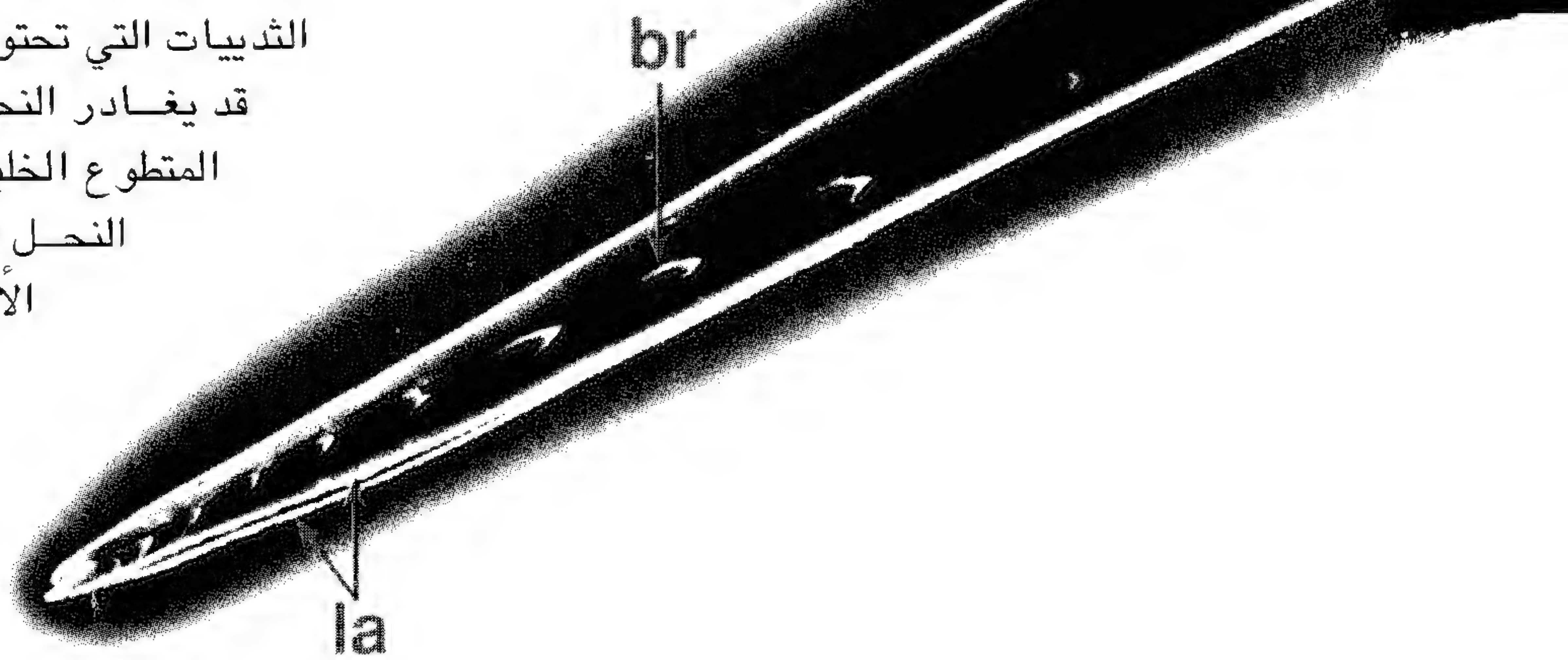
الفصل التاسع:

حماية الطائفة: آلة اللسع
Defending the colony: The sting

يمكن أن تشجع الخلية أو العش كمصدر غني بالغذاء حيوانات أخرى. وهناك مجاميع كثيرة من المفترسات والطفيليات التي تهاجم اللقاح والشمع أيضا وحتى يرقات الحضنة والنحل البالغ نفسه. ويعتبر الإنسان منذ القدم أحد هذه المفترسات الجادة، ولكن هناك أيضا حيوانات فقارية أخرى منها الغرير العسلي Honey Badger (حيوان ثديي قصير القوائم يحتفر في الأرض أو يجد جرة يسكن فيها)، وآكل النمل Anteaters، والدب Bear، والقنفد Hedgehog، والذبّابة Shrew(حيوان من آكلات الحشرات يشبه الفأر)، والعلجوم Toad (ضفدع الطين)، وكثير من الطيور، وهذه الحيوانات تستولي على العسل والحضنة وتمسك بالحشرات الكاملة عند مدخل الخلية. ومن الحيوانات اللافقارية، يسبب النمل والزنابير تلف بالغ للطائفة. كذلك تعتبر الفراشات من الآفات واسعة الانتشار والتي تتناول العسل وحبوب اللقاح، وفي حالة فراشة الشمع تتغذى على أقراص الشمع أيضا، وقد تستولي شغالات النحل نفسها على المخزون من عسل طائفة أخرى وتسرقه.

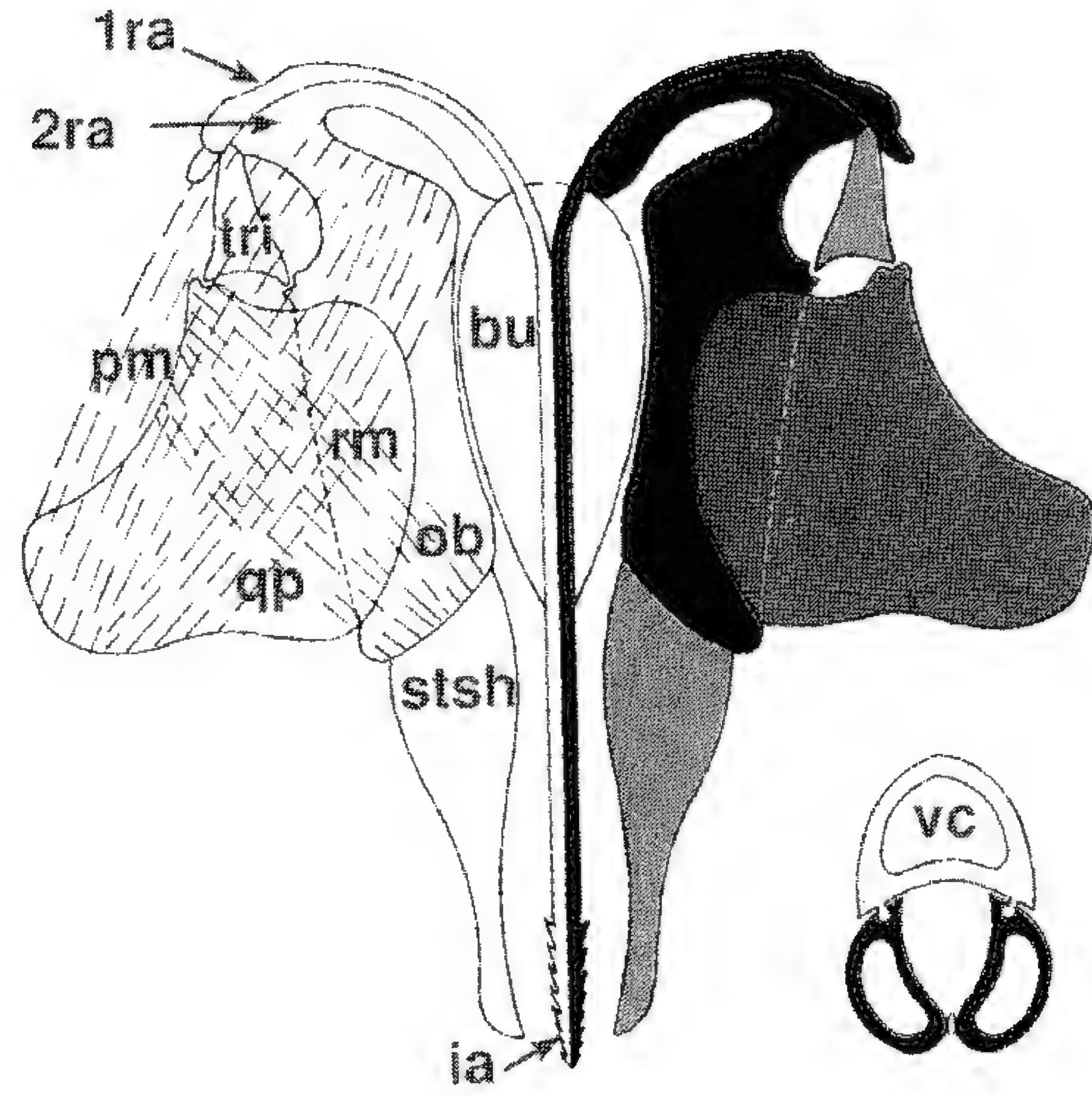
تنمو آليات دفاع في نحل العسل لحماية نفسها من التعدي والافتراس، ولكل نحلة من نحل الطائفة مجموعة من سلوكيات الدفاع التي تتضمن عادة إفراز فرمونات تحذيرية Alarm pheromones لتنذر وتجذب النحل الآخر والتي تبلغ أوج استعدادها لتنفيذ سلوك اللسع (شكل رقم ٩,١) [٢]. وإذا ما رصد النحل الحارس أو الشغالات الأخرى أحد المفترسات على مدخل الخلية، فإنها تقف بطريقة معينة رافعة جسمها مع ميل البطن لأعلى، وعادة تتمدد الأجنحة وتنفرج الفكوك العليا لتصبح مفتوحة (الشكل رقم ٩,٢). وهذا النحل قد يقلب آلة اللسع جزئيا ويطلق فرمونات تحذيرية، ومن الممكن إفراز فرمون من الفكوك العليا أيضا لتحذير وتجنيد جميع أفراد العش أو الخلية. وقد تحدث عملية التهوية بالأجنحة لانتشار الفرمونات في الهواء. ويجري المحيط بعض النحل المتطوع للدفاع داخل الخلية وآلة اللسع فيه مقلوبة الأجنحة مفرودة على جانبي الجسم [٢]. وقد يتم تحذير النحل في البداية بمجموعة من المنبهات بما فيها عملية تهوية المادة الفرمونية المنتشرة في الوسط، والتنبيه الآلي للنحلة، ووجود نواتج تنفس الثدييات التي تحتوي على ثاني أكسيد الكربون.

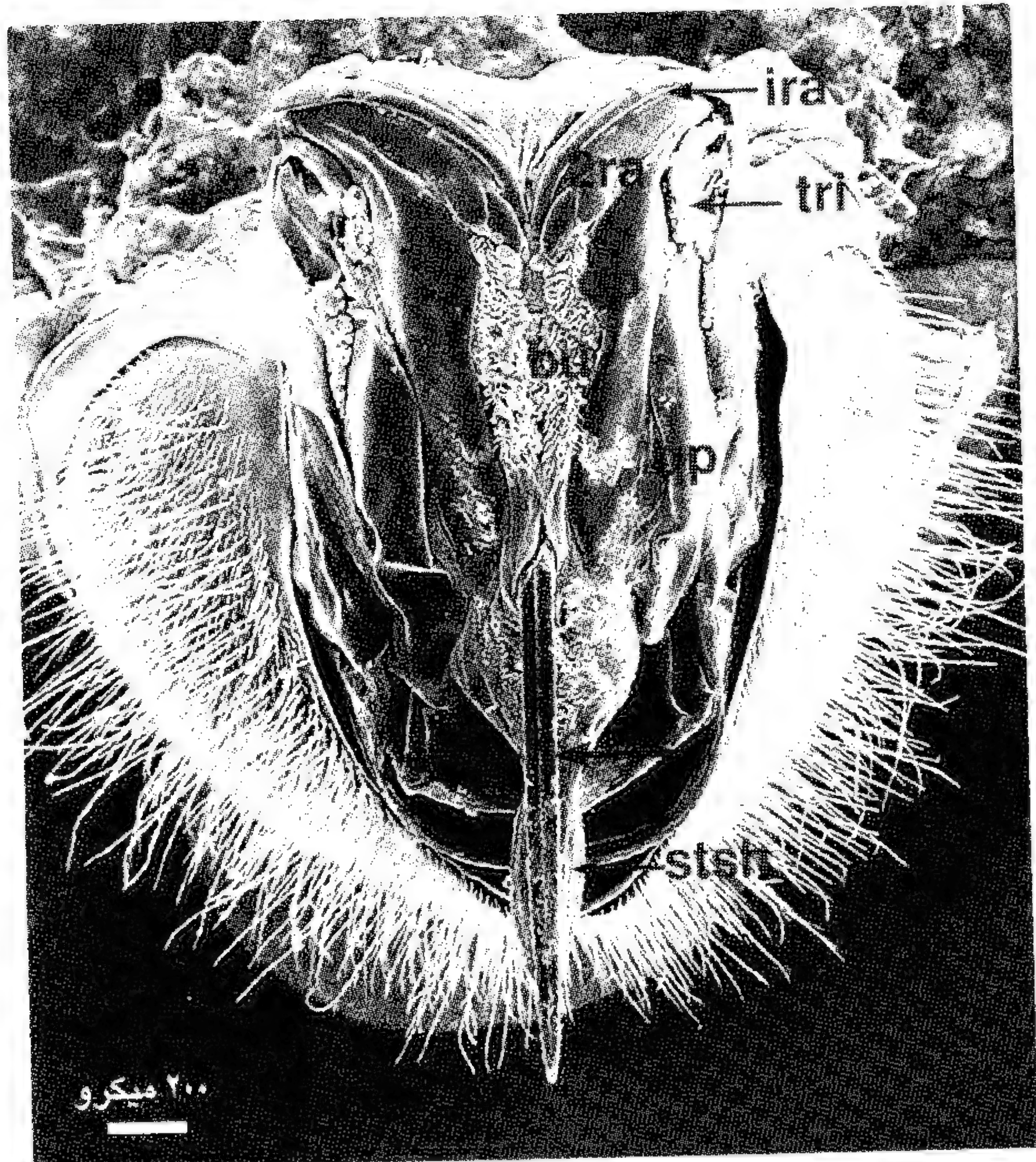
قد يغادر النحل الذي تم تحذيره وكذلك النحل المتطوع الخلية بحثا عن المفترس. ويتجه بحث النحل إلى عدد من شواهد البيئة بما فيها الأشياء المتحركة وتباين الألوان والروائح. وعندما تجد النحلة المفترس فإنها غالبا لا تلجأ أولا إلى عملية اللسع، ومن المحتمل



أن يكـون ذلـك بسبـب آلة اللسـع عندما تـترك النحلة المفترس، وبالتالي حتمية موتها. ويختلف سلوكيات ما قبل اللسـع باختلاف المعتدي، ويمكـن أن تتضمن الطنين، والاختباء من المفترس، وشد شعيرات جسمه وعضـه. أما إذا حدثت عملية اللسـع ،فإن الفرمونات التحذيرية تنطلق من آلة اللسع، وبالتالي ينجذب باقي النحل إلى مكان حدوث اللسع.

تتضمـن المنبهات التي تثـير عملية اللسـع الحركة السريعـة للأشياء والألوان الداكنـة والسطوح الخشنة وروائح الحيوانـات [٢]. وتعتبر عملية لسع الحشرات الأخرى صعبة باستثناء ان تتم في الغشاء بين الحلقي، لذلـك يبدو النحـل في وضع تهديـد يجعله يجري تجاه الحشـرات الأخرى عند مدخـل الخليـة ، أو يتصارع معهـا في محاولة لطردها بعيدا. و يبين النحل السارق من طوائف أخرى طبيعة طيران مميزة عند مدخل العش حيث يرفرف بأجنحته ويتحرك على الأجناب ، ويرصد النحل الحارس هذه الحركة ويعي رائحة النحل الغريب ويهاجمه بعنف ويعتليه محاولا لسعه [١].



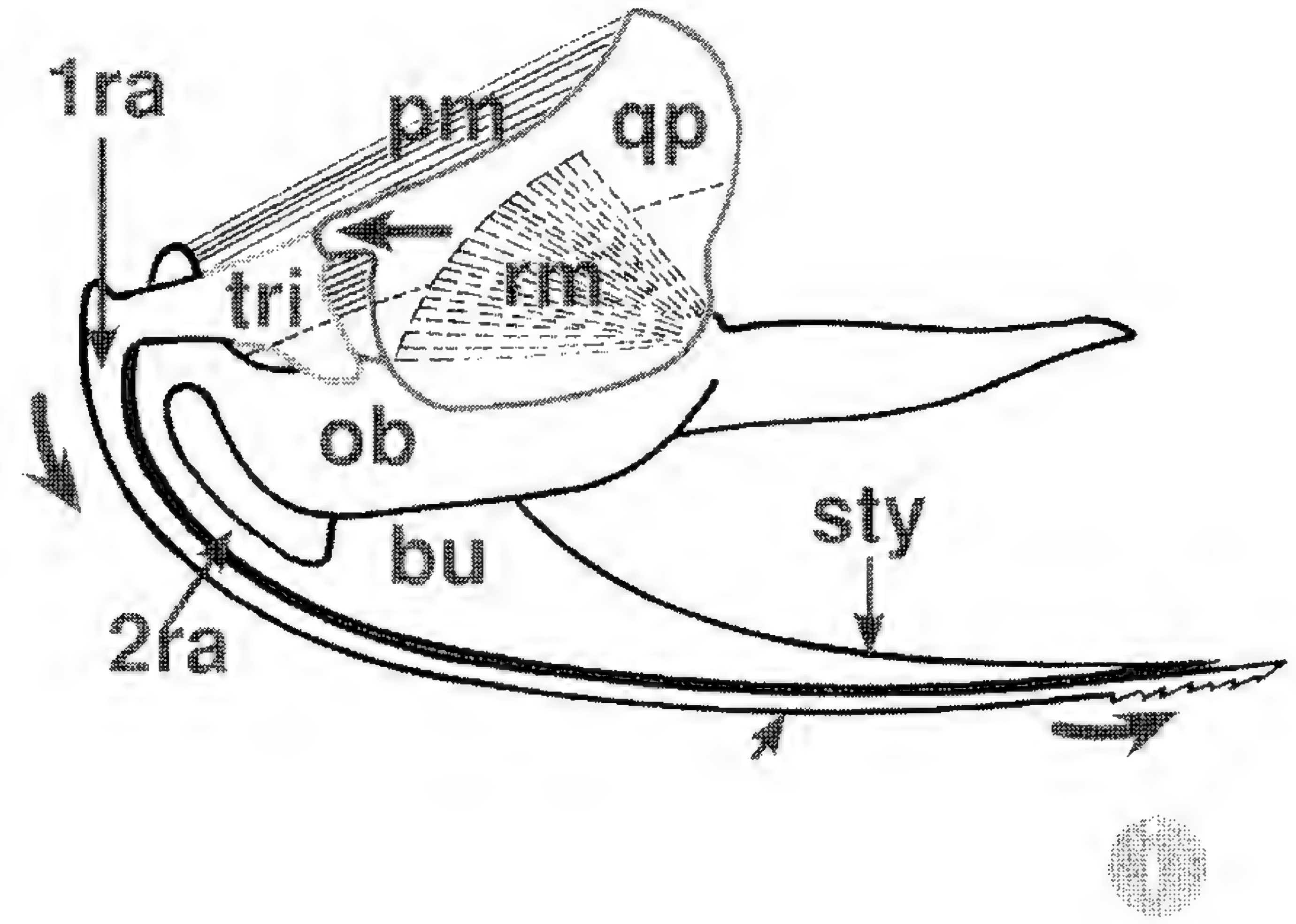


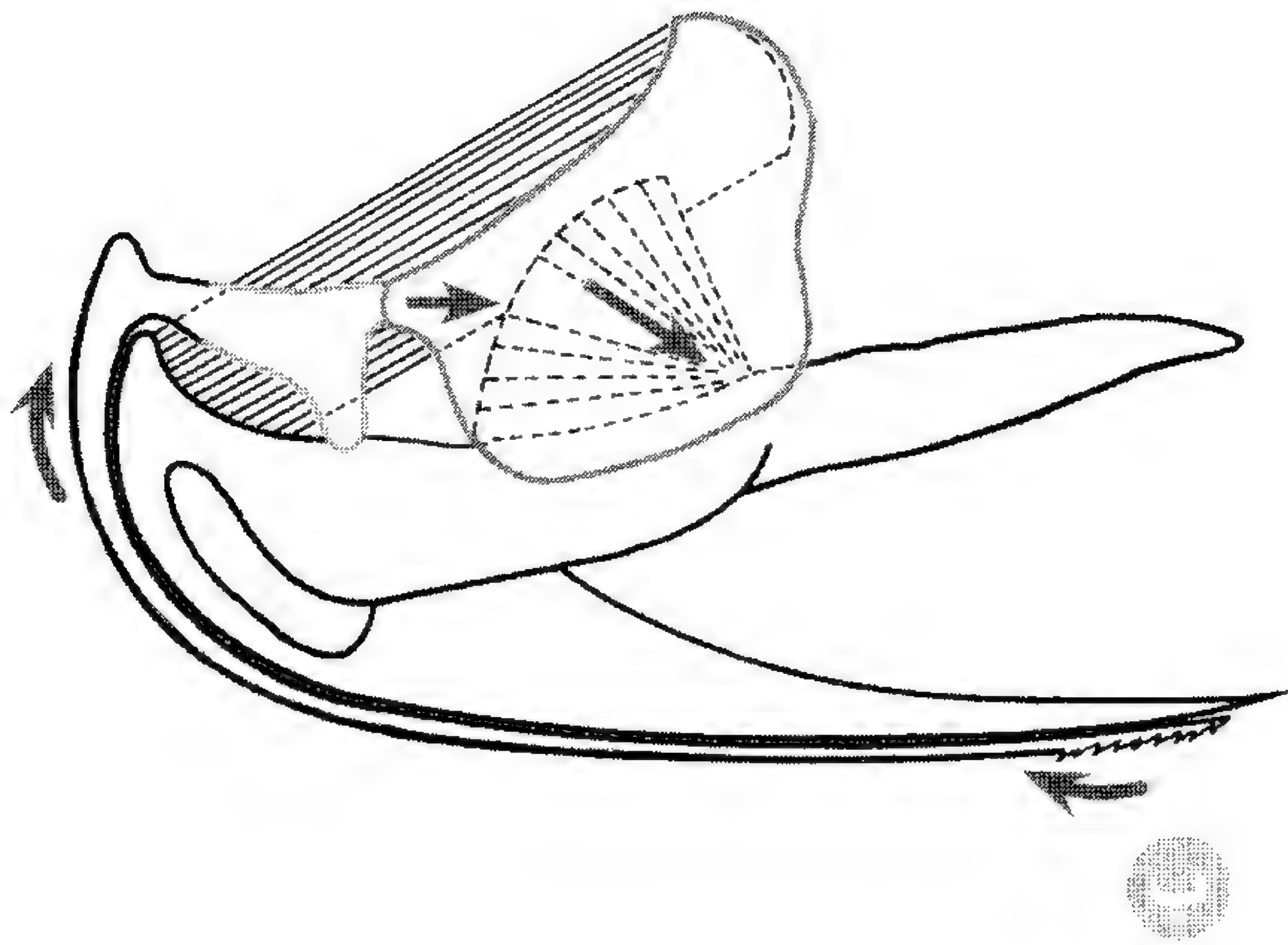
الشكل رقم (٣، ٩). (أ) شكل تخطيطي بين رمح آلة اللسع والعناصر المكونة للجهاز الحركي القاعدي من السطح البطني. لاحظ جميع مكونات آلة اللسع الداخلية مع زوج من العضلات المتصلة بها وتظهر في الناحية اليسرى من الشكل رقم. أما طريقة عمل هاتين العضلتين فيظهرها في(الشكل رقم ٤، ٩).
لاحظ أيضا الشكل الطبيعي للمنطقة البعيدة من رمح آلة اللسع على هيئة قطاع عرضي يبين قناة السم (V.C).
(ب) شكل طبيعي لمنظر بطني لآلة اللسع في شغالة نحل العسل التي ترقد في حجرة اللسع المفتوحة. يبلغ الرمح في الشغالة حوالي٢،٣ أما في الملكة فيصل طوله إلى ٣،٠ مم (٣).
لاحظ باقي مكونات آلة اللسع بوضوح على الشكل.
الذراع الأول (1ra) ، الذراع الثاني (2ra)
الصفيحة المستطيلة (0b) استطالة الصفيحة المستطيلة لتشكل غمد آلة اللسع (stsh) الصفيحة المثلثة (tri) الصفيحة المربعة (gb)

أولاً :- آلة اللسع
The sting apparatus

تتحور آلة اللسع (الشكل رقم ٣ , ٩) من أعضاء التناسل الخارجية في الأنثى Female genitalia التي تشكل آلة وضع البيض Ovipositor في الحشرات الأخرى، وتوجد في كل من الملكة والشغالة. وعادة تنكمش آلة اللسع داخل حجرة كبيرة تغلف بالصفيحتين الظهرية و البطنية Tergal and sternal plates في الحلقة البطنية السابعة. تتكون آلة اللسع من آلية تشبه المسار تسمح للرمحين Lancets اللذين على هيئة شوكتين بالحركة للأمام وللخلف بالنسبة للقلم Stylet المنفرد من مكان تعلقهما الذي يحوي أيضا جهاز الحركة الذي يقود كل رمح على طول مساره. بالإضافة إلى ما سبق، توجد آليات لاستطالة آلة اللسع من حجرتها وللتأكد من أن حركة الرمحين يؤديان إلى ضخ السم على طول قناة السم Venom canal بين القلم والرمحين في جلد الكائن المستهدف.

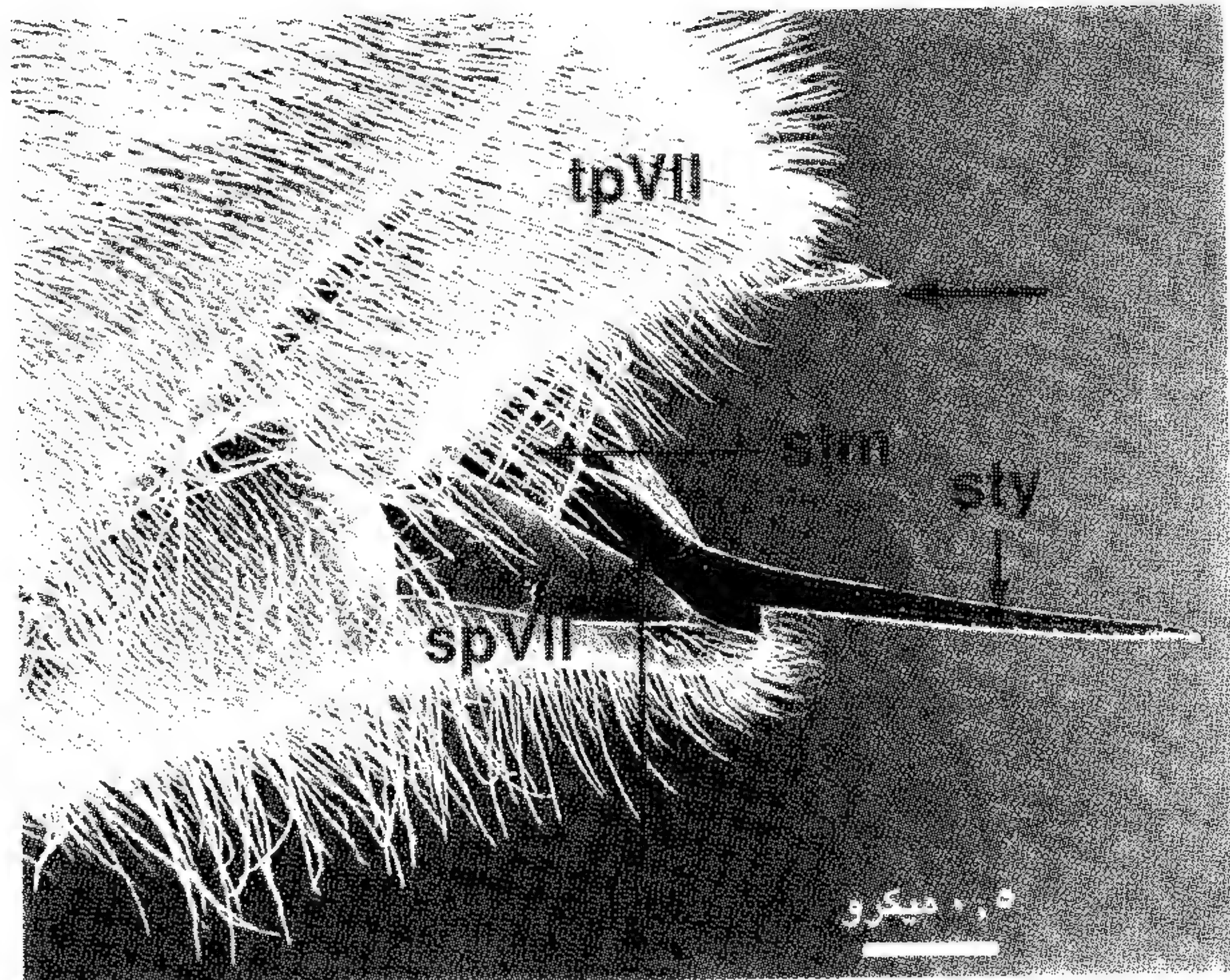
في البداية يجب أن توضع في الاعتبار الآلية التي تشبه المسار. يتكون الجراب المستدق الطويل لآلة اللسع من قلم ظهري (الشكل رقم ١ , ٩) مسنن من طرفه ويحمل مرتفعين على ناحيته البطنية، وكل ارتفاع يدخل في تجويف على السطح الظهري لكل رمح من الرمحين (الشكل رقم ٣ , ١٩). ويمكن لكل رمح أن ينزلق للخلف وللأمام على سياجه. ويمتد عند قاعد الجراب القلم في الانتفاخ Bulb ، وتستمر حركة كل رمح على طول سطحه البطني. وخلف ذلك، يستمر كل مسار بواسطة ذراعين جليدين يمتدان في قنطرة من الجراب الوسطي إلى الروافع الموجودة جانبيا للجهاز الحركي Motor apparatus (الشكل رقم ٤ , ٩). تتكون الأذرع من عنصرين هما الذراعان Rami الأول والثاني. على كل جانب من جانبي الجسم، يستمر الذراع الأول 1st ramus مع الرمح الخاص بنفس الجانب ويمتد إلى الرافعة القابلة للحركة على الجهاز الحركي. ويمتد الذراع الثاني 2nd ramus من قاعدة انتفاخ القلم إلى صفيحة جليدية بالجهاز الحركي. ويحمل أيضا ارتفاع يدخل في تجويف يقع على الذراع الأول للتأكد من أن المسار الذي عليه يتحرك الرمحان مستمر من الجهاز الحركي إلى طرف آلة اللسع.



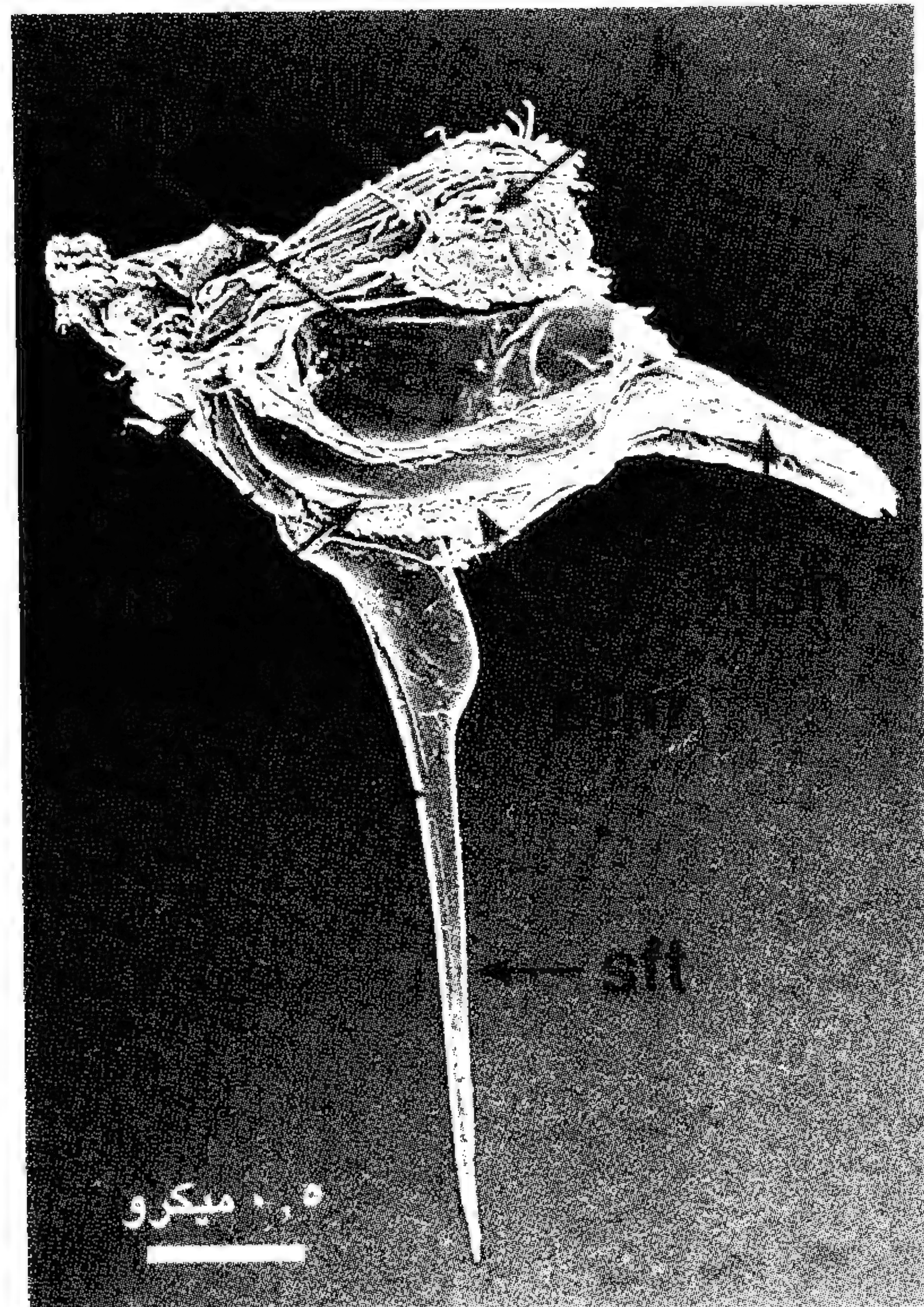


الشكل رقم (٤ , ٩). شكل تخطيطي جانبي للنصف الأول من آلة اللسع والجهاز الحركي القاعدي لبيان كيفية حركة الرمحين، يستمر كل رمح مع الذراع الأول ، الذي يؤدي في النهاية إلى الاتصال بالصفيحة المثلثة.(tri) وهذه الصفيحة تتحرك لأعلى ولأسفل عند تمفصلها مع الصفيحة المستطيلة (ob) بفعل العضلات القابضة والباسطة. الشكل (أ): تندفع الصفيحة المربعة(qp) للأمام بفعل العضلة القابضة. وعند اتصال الصفيحة المربعة بالصفيحة المثلثة فإن حركتها الأمامية تدفع الصفيحة المثلثة لأسفل. وتنتقل هذه الحركة للذراع الأول، وبالتالي إلى الرمح، وبالتالي ينزلقا لأسفل وللخلف على امتداد الجزء الممتد من الذراع الثاني والجزء المنتفخ البصيلي والغمد، وتكون النتيجة انقباض الرمح، خلف الغمد.

الشكل (ب) : تدفع العضلة الباسطة الصفيحة المربعة للخلف وتعمل على تدوير الصفيحة المثلثة لأعلى ومعها الذراع الأول، وهذا يسبب انزلاق الرمح للأمام وبالتالي ينبسط تحت الغمد. (عن سنودجراس Snodgrass (٤)).



الشكل رقم (٩,٥). خروج آلة اللسع من غرفة اللسع، وهنا تظهر المنطقة المنتفخة البصيلية عند نهاية الرمح وكذلك الغشاء المحتوي على شعيرات كثيفة الذي يمتد فوق المنطقة المنتفخة، وبالتالي يمكن رؤيته. يخرج رمح آلة اللسع من غمد هذه الآلة حيث يتحرك لأسفل. ويمكن رؤية طرف غمد آلة اللسع فقط من أسفل الصفيحة الظهرية للحلقة البطنية السابعة (tp VII) والصفيحة البطنية للحلقة البطنية السابعة (sp VII).



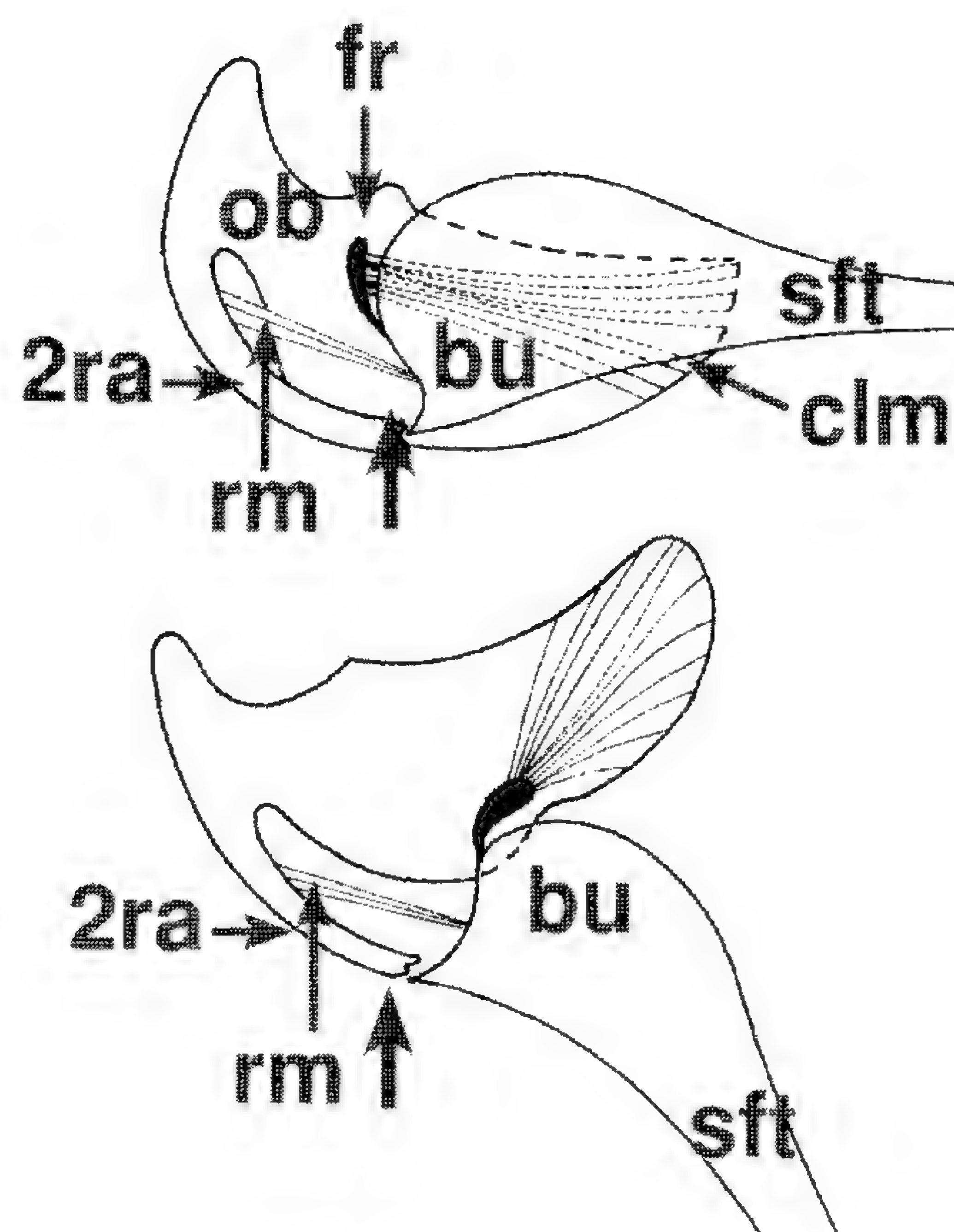
الشكل رقم (٩,٦). الناحية اليسرى من آلة اللسع ويظهر كيفية حركة جراب آلة اللسع لأسفل ليسهل دخوله في الجسم المستهدف. تخرج آلة اللسع من غشاء الآلة.

تتكون قاعدة الجهاز الحركي الذي يحرك كل رمح من جهاز رافع مكون من ثلاث صفائح كيتينية هي: الصفيحة المستطيلة Oblong plate، والصفيحة المربعة Quadrate plate والصفيحة المثلثة Triangular plate، بالإضافة إلى وجود زوج من العضلات المضادة Antagonisticmuscle. وتنغمس كلتا العضلتين بين الصفيحتين المربعة والمستطيلة (الشكل رقم ٩,٣). يدفع الانقباض المتعاقب لهذه العضلات الصفيحة المربعة للخلف وللأمام بالنسبة للصفيحة المستطيلة التي ترتبط بالذراع الثاني. وتتصل الصفيحة المربعة بالصفيحة المثلثة، وحركتها تهز الصفيحة المثلثة للخلف وللأمام عند تمفصلها مع الصفيحة المربعة. وحيث أن الصفيحة المثلثة تتصل أيضا بالذراع الأول، فإن حركتها تنتقل إلى الذراع، وبالتالي إلى الرمح. ويوضح (الشكل رقم ٩,٤) كيف تنتج حركة الرمحين بفعل العضلات. وعندما تنقبض العضلات الباسطة فإنها تدفع الصفيحة المربعة للأمام. وهذه الحركة تخفض الصفيحة المثلثة وتدفع الذراع لأسفل وللخلف، وبالتالي يستمر الرمح معها حيث ينبسط خلف القلم. تدفع العضلة القابضة الصفيحة المربعة للخلف، وبعد ذلك تقوم بدوران الصفيحة المثلثة لأعلى وبالتالي تدفع الذراع الأول لأعلى وتقبض الرمح. وتعمل الأجهزة العضلية على جانبي آلة اللسع بالتبادل، وبالتالي ينبسط أحد الرمحين بينما ينقبض الرمح الآخر [٤].

ثانياً :- استجابة اللسع
The sting response

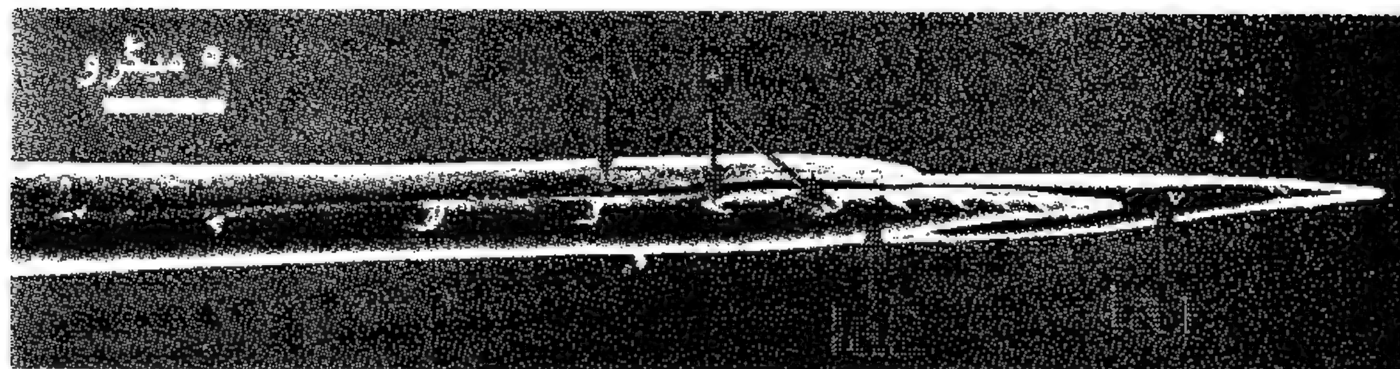
تتضمن استجابة اللسع في النحلة بعض الحركات: التواء البطن، استطالة جراب آلة اللسع من غرفة اللسع (الشكل رقم ٩,٥)، ويصاحب ذلك دوران قاعدة الجهاز الحركي، انغماس جراب آلة اللسع، وأخيرا النفاذية لمسافة أعمق ثم حقن السم.

ينثني الجزء الخلفي من البطن، لذلك فإنه عندما يستطيل الجراب يواجه الجزء السفلي في اتجاه الجلد المراد حقن السم فيه. تنحني البطن لأسفل عندما تنقبض العضلات الباسطة للصفائح الظهرية وتلك القابضة للصفائح البطنية (انظر الشكل رقم ٦,١٢). عندما يحدث ذلك تدور قاعدة الجهاز الحركي لآلة اللسع للخلف ويرجع ذلك إلى التواء الصفيحة البطنية للحلقة السابعة. وعندما تنخفض المنطقة الخلفية لهذه الصفيحة البطنية، تدور المنطقة الأمامية لأعلى وللخلف في البطن عكس قاعدة آلة اللسع لتدفع بقوة



الشكل رقم (٩,٧). رسم تخطيطي يبين وضع غمد آلة اللسع لأسفل بفعل العضلتين اللتين يمتدا للخلف على السطح الداخلي للصفيحتين المستطيلتين (لاحظ الصفيحة المستطيلة اليمنى فقط هي التي تظهر بالشكل)، وللأمام إلى الترقوة. تقع الصفيحة التي تشبه عظمة الترقوة في مقابل الإنتفاخ البصيلي، وعندما تنقبض العضلات من كلا الجانبين ، فإن الترقوة تندفع للخلف، بينما يتجه طرف الإنتفاخ البصيلي لأسفل (الشكل السفلي). عند الانبساط يعود الغمد إلى وضعه بفعل العضلات الباسطة ممتدا بين الذراع الثاني والانتفاخ الأصلي. (عن سنودجراس Snodgrass (٤)).

قاعدة الجهاز الحركي لكي يدور للخلف ولأسفل (الشكل رقم ٩,٦)[٥]. ويعتقد أن العضلات التي تربط بين الصفيحتين المربعة والمثلثة والصفيحة الموجودة على سطح الحجرة تعيد الجهاز القاعدي إلى وضع الانكماش [٤]. ويحدث استطالة آلة اللسع والانتفاخ الخارج من حجرة اللسع في نفس الوقت مع دوران الجهاز القاعدي، ويسبب ذلك آلية منفصلة تسمى انقباض عضلات الترقوة Furcula muscles، وقد سميت كذلك لأنها صفيحة تشبه عظمة الترقوة –Wishbone shaped plate والتي تقع على قمة الانتفاخ عند قاعدة جراب آلة اللسع. تمر عضلة من صفيحة الترقوة عبر الانتفاخ إلى الصفيحة المستطيلة على كل جانب من جانبي الجسم. وقد وجد أن انقباض هذا الزوج من العضلات يمارس جهدا على الصفيحة الترقوية وبالتالي تعمل على دوران كل جراب آلة اللسع لأسفل (الشكل رقم ٩,٧). بهذا الفعل، يخرج جراب آلة اللسع من حجرة



الشكل رقم (٩,٨). طرف غمد آلة اللسع يبين أحد الرمحين متقدم أمام الآخر.

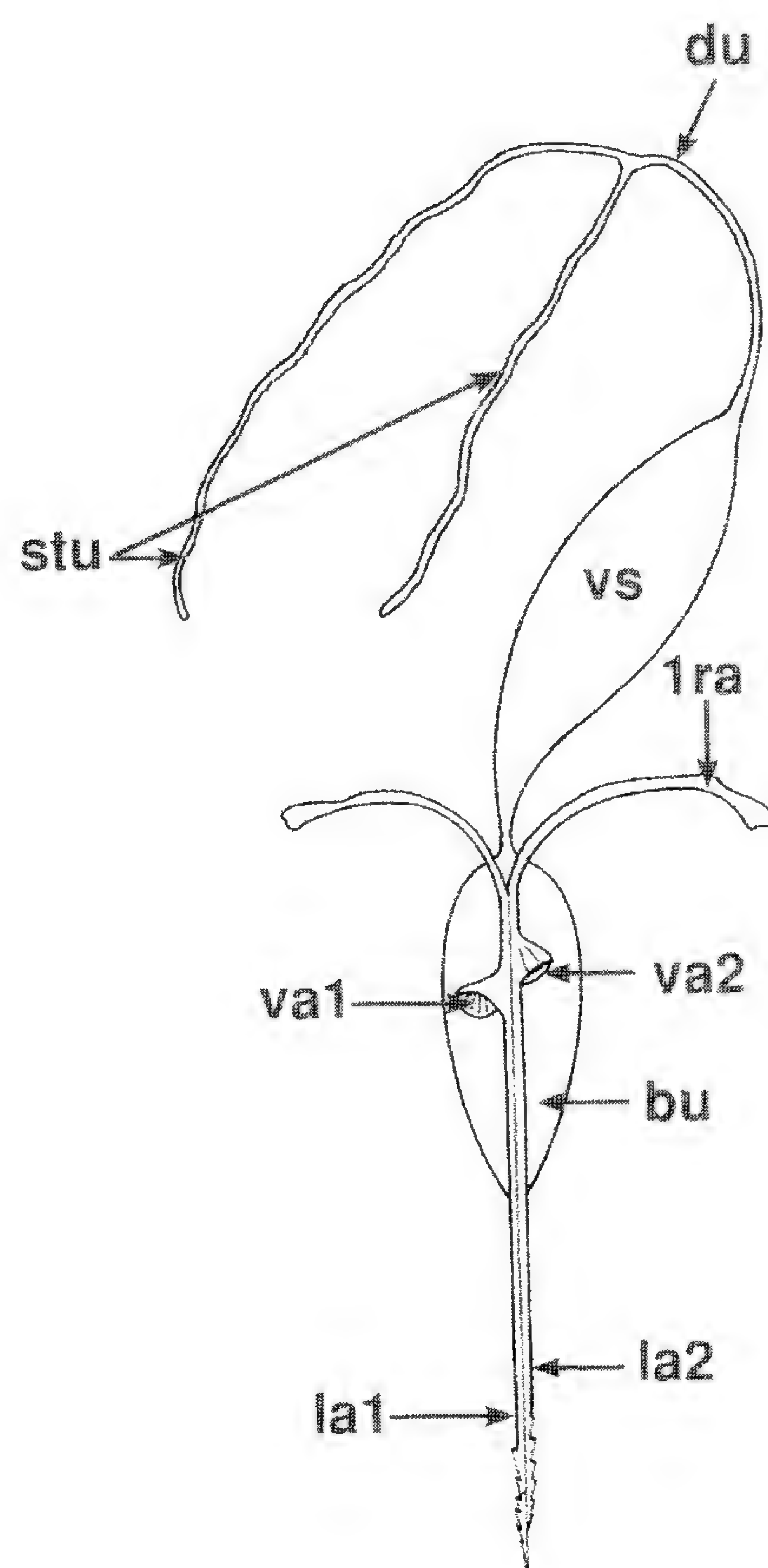
هذه الآلة ويدور لأسفل لتسهيل الدخول في الترجة. وعند الانكماش، يكبح جراب آلة اللسع في وضعه بواسطة زوج من العضلات التي تسير بين الذراع الثاني وقاعدة الانتفاخ (الشكل رقم ٩,٧)، وهذه تدخل في غلاف مكون من زائدتين طويلتين مستدقتين يمتدان من الصفائح المستطيلة. ويلاحظ أن هاتين الزائدتين لاتدوران لأسفل خلال استطالتهما، ويتركا الجراب معرضا حيث يكون ومعظمه عموديا على السطح الذي تقف عليه النحلة.

تنغمس آلة اللسع في جلد الكائن الحي المستهدف بحركة سريعة ولأسفل من نهاية البطن، وفي بعض الأحيان يصاحب ذلك اهتزاز طفيف للبطن ينتج عن العضلات الملتوية Torsion muscles للحلقات البطنية الأمامية. وعند انغماسها، تنفذ آلة اللسع بعمق في الجلد ويصاحب ذلك حركات تبادلية للرمحين. بعد اندفاع الرمح للأمام في الجلد فإنه يثبت في مكانه بواسطة الأسنان الموجودة على نهايته البعيدة، وهنا يندفع الرمح الآخر للأمام ويثبت آلة اللسع في الوضع الجديد (الشكل رقم ٩,٨). تؤدي الحركة التبادلية السريعة للرمحين إلى زيادة عمق آلة اللسع في الجلد. هذا، وتتبادل العضلات الباسطة والقابضة لكل رمح كما سبق وصفه، ولكن عندما يثبت الرمح في الكائن المستهدف، لا يمكن للعضلات القابضة أن تعمل على انكماش الرمح. وبدلا من ذلك، تضغط القوة المتولدة من العضلات على النهاية الأمامية للصفيحة المستطيلة، وبالتالي تعيد الصفيحة المثلثة إلى وضع بحيث يمكن للعضلات الباسطة أن تصبح فعالة مرة أخرى. ويسمح نفس الفعل للقلم أن يتحرك في الجرح مع الرمحين [٤].

ثالثاً :السم
The venom

يتم ضخ السم في الجرح بفعل الرمحين اللذين يخرجان من غدة السم Venom gland. وتتكون الأخيرة من زوج من الأنابيب الطويلة الملتفة والتي تقع في الجزء الخلفي من البطن. وتوجد الخلايا

الإفرازية Secretory cells على طول الأنابيب، وتفتح قنواتها الصغيرة في قناة مشتركة مبطنة بالكيتين، وتفتح القناة المشتركة في كيس السم Venom sac أو المخزن Reservior، وهذا الأخير يفتح في تجويف لأسفل ويمتد للأمام حيث يستمر التجويف البطني مع قناة السم. تتصل الألياف العضلية مع غدة السم وتعمل على حركة الإفراز لأسفل في كيس السم [١]. يتراكم إفراز غدد السم في كيس السم ويقذف السم بفعل صمامات متصلة بالرمحين. ولكل



الشكل رقم (٩,٩). تتكون غدة السم من أنبوبتين إفرازيتين طويلتين (stu) يتحدا معا مكونين أنبوبة مشتركة تفتح في كيس السم (VS). ويفتح كيس السم في تجويف الانتفاخ البصيلي ويعمل كمخزن للسم الذي ينساب عبر الانتفاخ البصيلي وفي قناة السم بفعل صمامات الرمح. تفتح الصمامات على السطح الظهري لكل رمح. يفتح تجويف الانتفاخ البصيلي على طول سطحه البطني ليسمح بأن ترقد الصمامات بين التجويف وتتحرك خلاله عند حركة الرمحين للخلف (la1) فإن صمامه الموجود خلال الانتفاخ البصيلي يمتد وينتثرالسم على طوله وفي قناة السم.

رمح صمام يشبه المظلة Umbrella – like valve عند قاعدته (الشكل رقم ٩,٩). وعندما يتمدد الرمح ينفتح الصمام ويدفع السائل أمامه للأمام مسببا امتصاص مزيد من السم من كيس السم إلى المنطقة التي تقع خلفه. عند نهاية مرحلة الاستطالة، يضعف الصمام بشدة ليسمح للسم بالتدفق مارا به، وتعاد الدورة طالما يكون الرمحان في حالة عمل. يمر السم لأسفل في القناة التي شكلت بين القلم والرمحين ويصب في الجرح من خلال فتحة بطنية صغيرة تقع بين الرمحين بالقرب من طرف آلة اللسع.

يحتوي سم النحل على خليط من البروتينات والببتيدات، ومعروف منها جيدا مجموعة إنزيمات فوسفوليباز أ٢ (phospholipase A_2)، هييالورونيداز (Hyaluronidase)، والفوسفاتاز الحمضي (Acid phosphatase)، بالإضافة إلى الببتيدات: الميليتين (Melittin)، وببتيد الخلايا الحلمية غير المحبب، الالرجين – ج (Allergen–c) أو الببتيد باعث الحساس، والأبامين(Apamin) وهو ببتيدسامعصبيا، والهستامين[٧]،[٦]،[١](Histamine). هذا الخليط المعقد من المركبات معظمه من البروتينات ذات الأوزان الجزيئية العالية. وهو خليط ذو قدرة على إحداث حساسية واضحة. وقد وجد أن المكونات الأساسية التي تساهم في هذا التأثير هي: فوسفوليباز أ٢، والهييالورونيداز، والفوسفاتاز الحمضي، والألرجين – ج، والميليتين [٧]. في الحيوانات الفقارية، يعتبر الميليتين مسؤولا عن تهتك خلايا كرات الدم الحمراء والخلايا الحلمية، والأخيرة خلايا كبيرة الحجم تحتوي على حبيبات موجودة في النسيج الضام وعلى طول بعض الأوعية الدموية. في وجود الميليتين ولحد كبير ببتيد الخلايا الحلمية غير المحبب، تفرز الخلايا الحلمية محتوياتها من الحبيبات وأشهرها الهستامين (حيث يوجد بكمية أكبر من تلك التي توجد في الحقن الأصلي للسم)، بالإضافة إلى الكيميائيات الأخرى التي تسبب الالتهابات، وتوجد كل هذه المكونات في السائل بين الخلوي. وتؤدي هذه المكونات إلى استطالة الأوعية الدموية وبالتالي يظهر تورم و احمرار، كما تعمل على جذب بعض انواع من كرات الدم البيضاء وغالبا الخلايا الحبيبية Grandulocytes إلى المكان. يؤدي الهستامين أيضا إلى حك الجلد والألم. ويساعد إنزيم الهييالورونيداز على هضم النسيج الضام المحيط، وبالتالي تنفتح لأعلى ممرات لنفاذ المكونات الأخرى

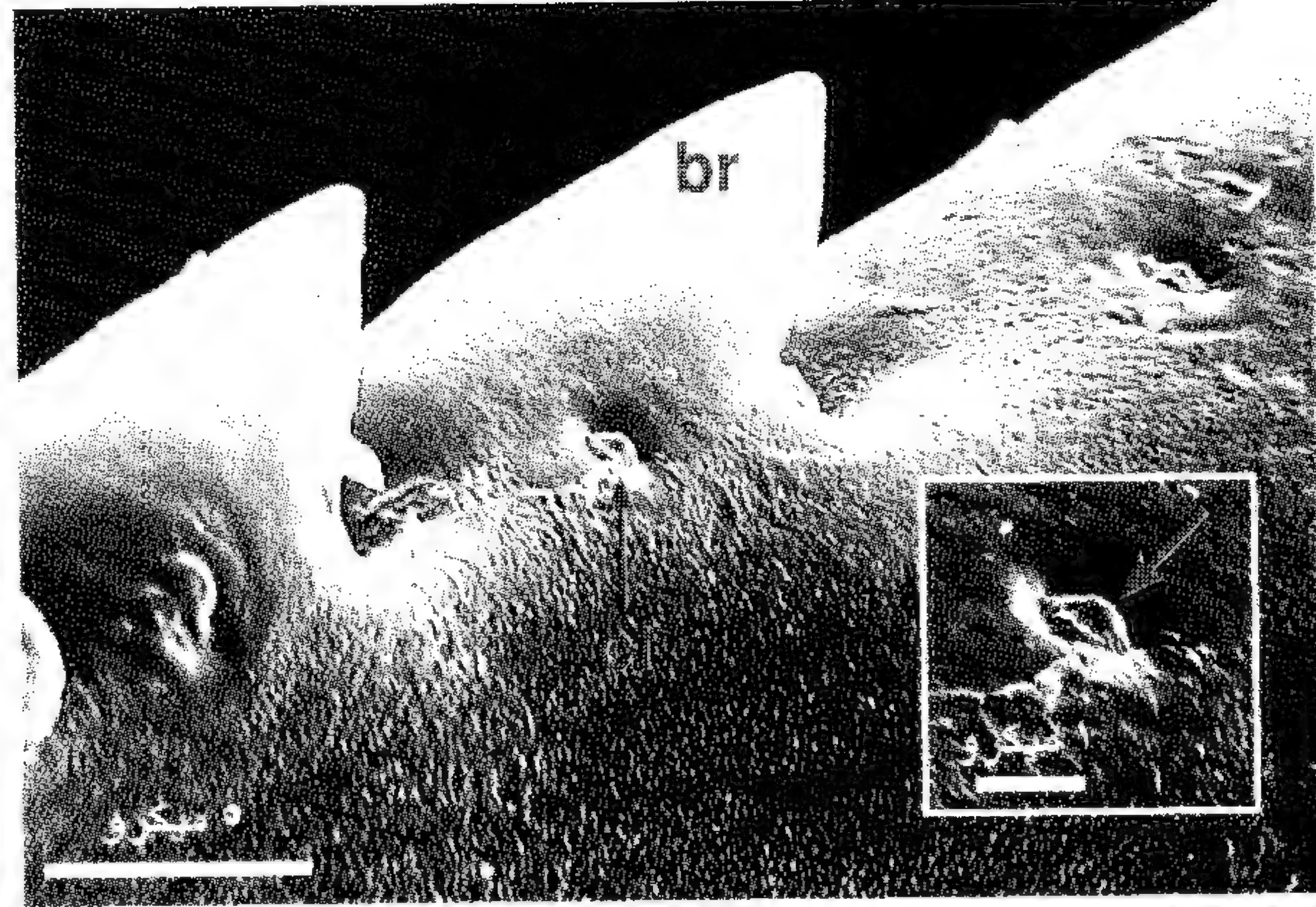
للسم من خلال النسيج بين الخلوي للعائل. في الإنسان، قد تؤدي تأثيرات اللسع التي تسبب تفاعلات الحساسية واحد أو أكثر من ثلاث مستويات: موضعي، وجهازي (عندما تدخل الكيميائيات إلى تيار الدم وتدور معه على جميع أعضاء الجسم) وعواري (فرط الحساسية لمفعول مركب بروتين مثل غريب سبق ادخاله للجسم بالحقن) [٧]. تتضمن التفاعلات الموضعية تفاعل مبدئي بعد ثلاث أو أربع ساعات من اللسع بظهور ورم واضح واحمرار وحك الجلد، وقد يستغرق ذلك من يومين إلى ثلاثة أيام. أما التفاعل الجهازي فإنه عادة ما يحدث خلال دقائق قليلة من اللسع وقد يظهر على هيئة طفح جلدي عام والتنفس بصوت مسموع، والقيء، و ألم في البطن، والإصابة بالدوار. وفي الحالات الشديدة حيث تبدو الضحية أكثر حساسية لسم النحل فإن فرط الحساسية يظهر سريعا عقب بدء اللسع في تهديد صريح لحياة الضحية. إن التنفس بصوت مسموع والقيء والارتباك كلها ظواهر تحدث عقب انخفاض ضغط الدم وفقدان الوعي. وقد يحدث الموت نتيجة هبوط الدورة الدموية وفشل عملية التنفس، مع ملاحظة أن هذه الحالات الشديدة لا تحدث إلا نادراً. وهناك حقيقة تفيد أن سم النحل يتكون من العديد من المركبات التي قد تعكس التنوع الواسع للآفات والمفترسات التي تكافحها شغالات النحل. بالرغم من إعتبار مركب الهستامين غير سام للحيوانات الفقارية بالكميات الموجودة، فإنه يشكل جزءً معنويا من سمية سم النحل للحشرات الأخرى [١].

تفتح غدة ثانية صغيرة تسمى غدة دوفور Dufour's gland في الناحية البطنية لغرفة اللسع، وغير معروف وظيفة هذه الغدة بالرغم من وجود مقترح يبين أن إفرازها ينزلق آلة اللسع مكونا طبقة شمعية تغطي بيض الملكة بعد وضعه أو أنها توظف في تماسك البيض بقاع العيون السداسية [١].

ولجهاز اللسع في الشغالة اتصال غشائي مع جدر غرفة اللسع. عندما ترقد آلة اللسع في الجلد السميك، مثل جلد الإنسان، فإن كل من الأغشية والعضلات التي تربط صفائح الجهاز القاعدي لصفيحة الثغر التنفسي على كل جانب من جانبي الجسم تتهتك عندما تنفصل النحلة عن الضحية التي لسعتها. ويلاحظ أن جميع آلة اللسع بما فيها الجراب وغدد السم، وعضلات وصفائح الجهاز القاعدي، والألياف العصبية التي تغذي كل هذه الأعضاء، وكل العقدة العصبية البطنية الأخيرة، تظل مرتبطة بجلد الضحية. كما تزال أيضا الأجزاء النهائية من القناة الهضمية للنحلة. وتظل آلة اللسع المعزولة في أداء وظيفتها عندما يظل الجهاز القاعدي يعمل على وجود الرمحين في الجلد حيث يظل إفراز السم. وتموت الشغالة بعد هذا التهتك الذي حدث في البطن، ولكن من المفترض استمرار انغماس آلة اللسع وبالتالي استمرار ضخ السم في الكائن المستهدف. ومن الواضح أن هذه الحالة لا تنطبق على الملكة، حيث أن آلة اللسع فيها تكون أكثر التصاقا بحجرة اللسع، وبالتالي لا تفقد عندما تسحب من الكائن المستهدف. وتستعمل الملكة آلة اللسع ضد الملكات المنافسة التي قد تكون عديدة، وبالتالي تكون غدد السم فيها وكذلك كيس السم أكبر حجما منه في حالة الشغالات.

رابعاً :- التحكم العصبي لحركة الرمح
Neural control of lancet movement

تغذي العضلات الباسطة والقابضة التي تنتج الحركات المتتابعة للرمحين في الكائن المستهدف عصبيا من العقدة العصبية البطنية الأخيرة التابعة للجهاز العصبي المركزي. تغذي هذه العقدة العصبية أيضا عضلات الترقوة التي تدير الجراب لأسفل وكذلك العضلات التي تثبته في وضع انكماشه. تقع العقدة العصبية في المنطقة الأمامية من الحلقة البطنية السابعة للشغالة والملكة، وتتكون من اندماج العقد العصبية للحلقات البطنية الثامنة والتاسعة والعاشرة [٤]. يغذي العصب الخاص بالحلقة التاسعة، والخارج من العقدة العصبية البطنية الأخيرة كل مجموعة جانبية من العضلات الأربعة. وقد عرفت الخلايا العصبية الفردية التي تغذي العضلات الباسطة والقابضة [٨]، حيث وجد خمس خلايا عصبية تغذي العضلات الباسطة وست خلايا تغذي العضلات القابضة، وتقع الأجسام الكبيرة لهذه الخلايا في الناحية الجانبية الخلفية للعقدة العصبية بالقرب من مكان خروج عصب الحلقة التاسعة، حيث تجري بجواره المحاور العصبية. وقد ظهر من التسجيلات الكهروفسيولوجية لكل من نشاط العضلة و العصب أن عضلات الترقوة على جانبي غرفة اللسع تنقبض باستمرار أثناء استجابة اللسع، وبذلك تبدو أهمية هذه العضلات في تمدد آلة اللسع. يلي الانقباض المبدئي لهذ العضلات بداية الانقباضات المتعاقبة للعضلات الباسطة مع العضلات القابضة



الشكل رقم (٩,١٠). أعضاء الحس ذات القبوة (cf) التي تقع على قاعدة كل زائدة. تتنبه أعضاء الحس الميكانيكية هذه بأي نتوءات جليدية. يتكون عضو الحس ذات القبوة من مساحة غائرة جليدية رقيقة (السهم) لها زوائد شجيرية عصبية من خلية حسية مفردة تنغمس في ذراع غليظ على قمة المساحة الغائرة لعضو الحس. وجود أي ضغوط أو مؤثرات ميكانيكية على سطح الجليد يؤدي إلى حدوث تغيرات في المساحة الغائرة، وبالتالي يتم تنبيه الخلية الحسية (انظر الفصل السابع لمعرفة أي معلومات تفصيلية عن أعضاء الحس ذات القبوة).

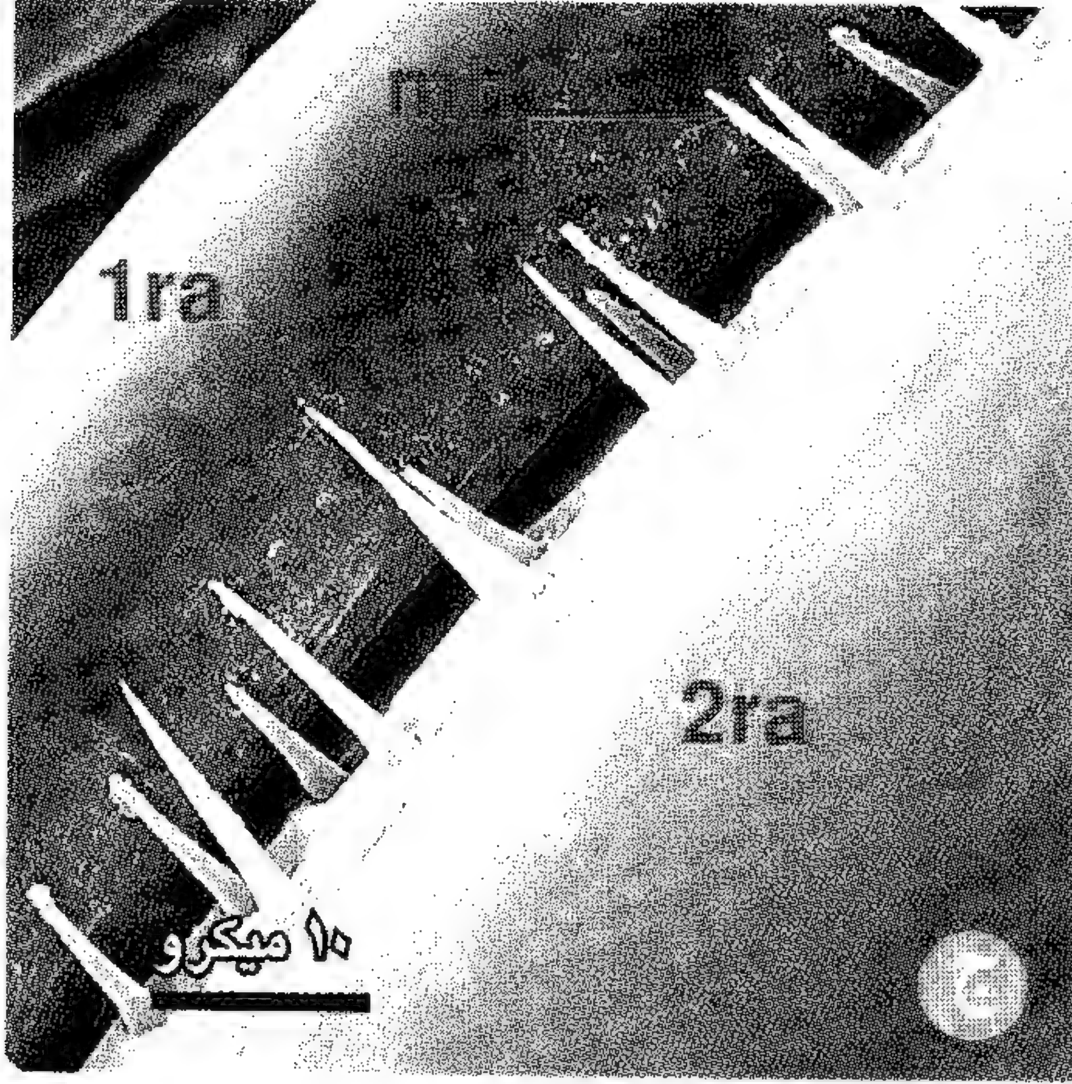
لقاعـدة الجهاز الحركي. وتنشـط كل عضلة عن طريق عضلة مضـادة متجانسة في الجانـب الآخر، وبالتالي تنشأ الحركات المتبادلـة للرمحين [٨]. بعد العزل من الجسـم وتقطع الروابـط التي تصـل العقـدة العصبية البطنية الأخيرة بباقي الجهـاز العصبي المركزي يظل تسجيل النشاط الحركي الناتج عن العضلات والأعصاب كمـا لو كان التسجيل في وجـود العضلات والأعصاب داخل جسم الحشرة. ولذلك يقترح أن الحركة الإيقاعية للعضـلات تنتـج بواسطـة المولـد النمطـي المركزي Central pattern generator الـذي يقع في العقدة العصبيـة البطنيـة الأخيرة. وتعتبر المولـدات النمطية المركزية هي المسؤولة عن التتابعات الايقاعية للنشاط الحركـي في كل من الحيوانات الفقارية واللافقارية، مثـل حركات السباحـة في السمكة والمشـي في القطط والطـيران في الجراد وإنتـاج الصوت في الحشرات. توجـد مجاميع من خلايـا عصبية داخليـة قبل محركة Premotor interneurons في الحبـل الشوكـي للحيوانـات الفقاريـة أو في العقـد العصبيـة للحشرات، ولهـذه المجاميع من الخلايا موصلات تتجه لأعلى لتصـل إلى الخلايا المناظرة أو الخلايا العصبية المحركة في المناطق العليا من الحبل الشوكي أو العقد العصبيـة لتكون المولـد النمطي المركـزي، وبالتالي يتولـد التتابـع الصحيـح للنشاط الحركـي طالما كان المولد النمطي المركزي نشيطا.

خامساً :- دور أعضاء حس آلة اللسع

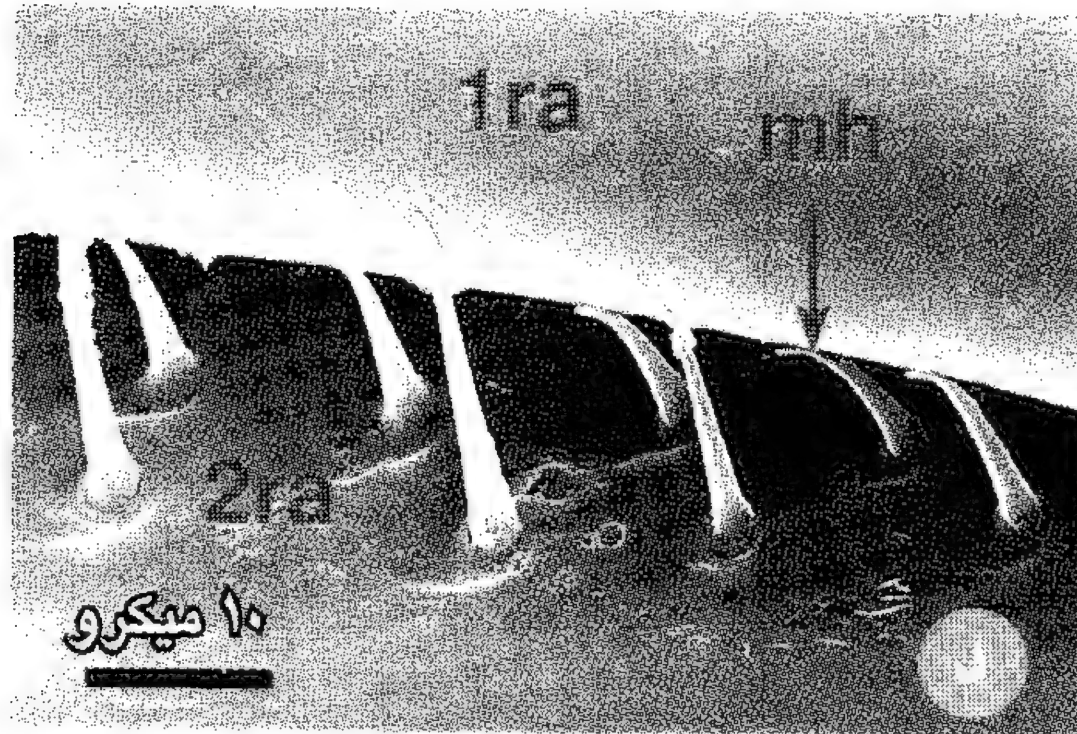
The role of the sting sense orangs

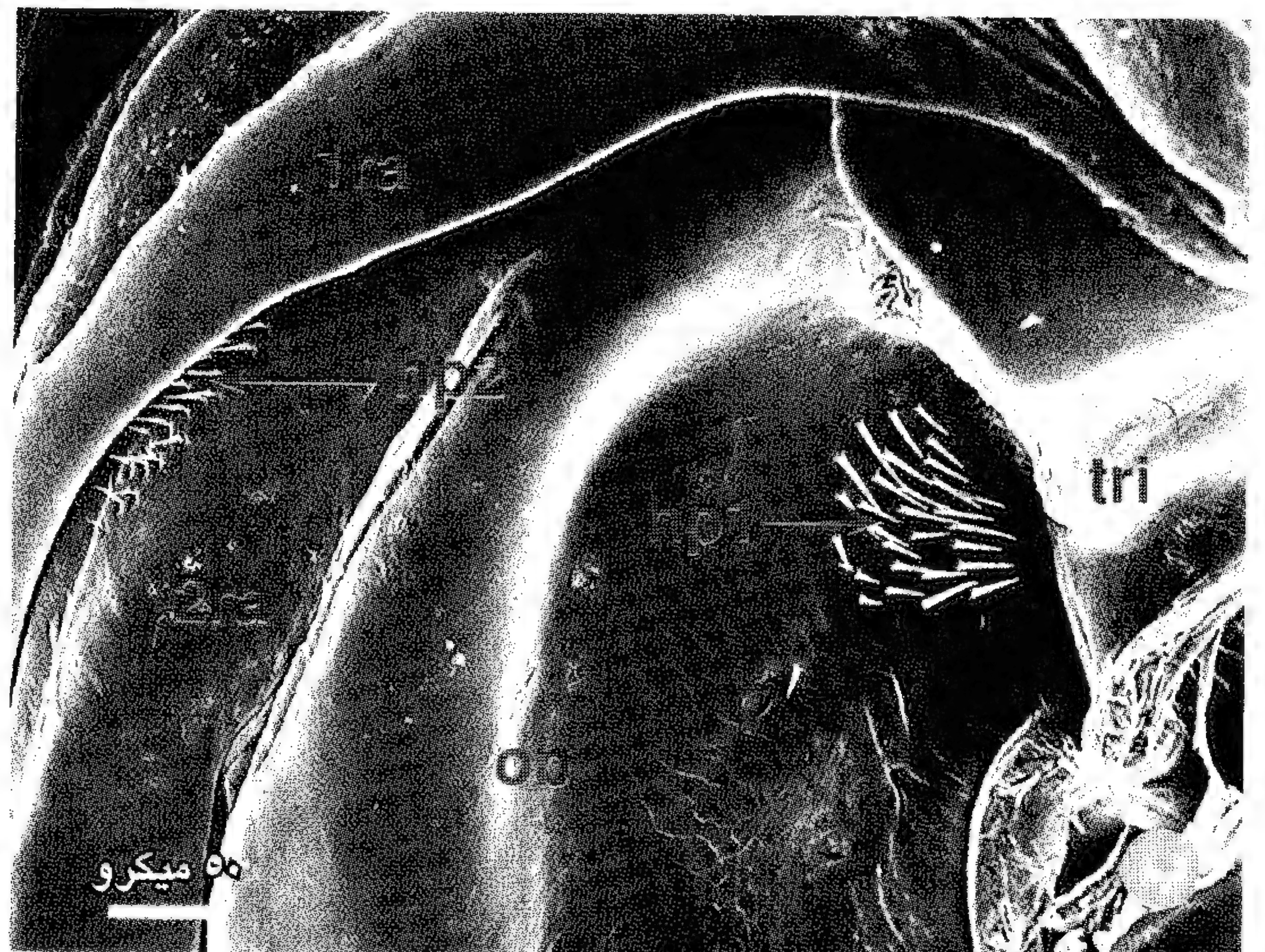
يوجد عدد من أعضاء الحس مرتبة بالأجزاء القابلة للحركـة من آلة اللسع في النحلة وفي الحشرات الأخرى مـن رتبة غشائية الأجنحـة ذات آلات اللسع. وفي نحلة العسل توجد أعضاء حس ذات القبوة Conpaniform sensillae علـى الرمحـين والقلـم في كل من الملكة والشغالـة. وترتبط أعضـاء الحس بقاعـدة الأسنان (الشكل رقم ٩,١٠) باستثنـاء تلك الأسنان الموجودة عنـد الطـرف النهائـي. وهـذه الأعضـاء الحسية هي مستقبلات ميكانيكيـة Mechanoreceptors حساسة للتغـيرات في شـكل الجليد (لمزيـد مـن التفاصيل عن تركيبهـا ووظيفتهـا انظر الفصـل السابـع). في هذا المـكان، يمكـن ملاحظـة أي انحـراف للاسنان عند اندفاعها بقوة وعمق داخل الجلد وتغيير شكل الجراب كله. ويعمـل انحراف الأسنـان على إثـارة السيالات العصبيـة في العصب الحلقي الثامـن الموجود بالعقدة العصبيـة البطنيـة الأخـيرة [٨]. وتوجـد أيضا ثلاث صفائـح شعيريـة تحـوي مـن ٢٠ -٣٠ شعيريـة في تجاويف (الشكل رقم ٩,١١)، وتقع أحد هذه الصفائح على الحافة الأماميـة الجانبية تحت الصفيحة المثلثة، حيـث يمكن تقـويم حركـة الصفيحـة المثلثـة بالنسبة للصفيحـة المستطيلة بواسطة أعضـاء الحس الموجودة على الصفيحة الأولى. وتقع الصفيحة الشعيرية الثانية على الـذراع الثاني وهـي ذات أعضاء حسـ مرتبطة بالـذراع الاول. ويمكـن أن تنحـرف أعضـاء الحس بحركة الذراع الأول بالنسبة للذراع الثاني، وبالتالي تكون هذه الصفيحة الشعيرية في وضع يمكنها من تقييم الضغـط الأمامـي للرمـح المرتبط بالـذراع. وتوجد الصفيحة الثالثة بأعضاء حسـ شبه وتدية على مفصل الـذراع الثاني بالقـرب مـن الانتفاخ. ويقـترح أن أعضـاء الحسـ علـى هـذه الصفيحة قـد تبـين إثارة الرمحـين، ومن المحتمل تمدد العضـلات الباسطة لآلة اللسع [٣].

هذا وقد تم قياس العلاقة بين فترة الدورة، وفترة نشاط العضلة القرديـة، والفـترة الفاصلة Interval بين نشـاط العضـلات الباسطة والقابضـة للرمح على جانبـي الجسم. وقـد وبالرغم مـن أن كل اختلاف يزيد من نسبة الضغط الذي يحـدث في آلة اللسع عندما تنغمسـ في جلـد الضحيـة، فإنه يتـم المحافظة على







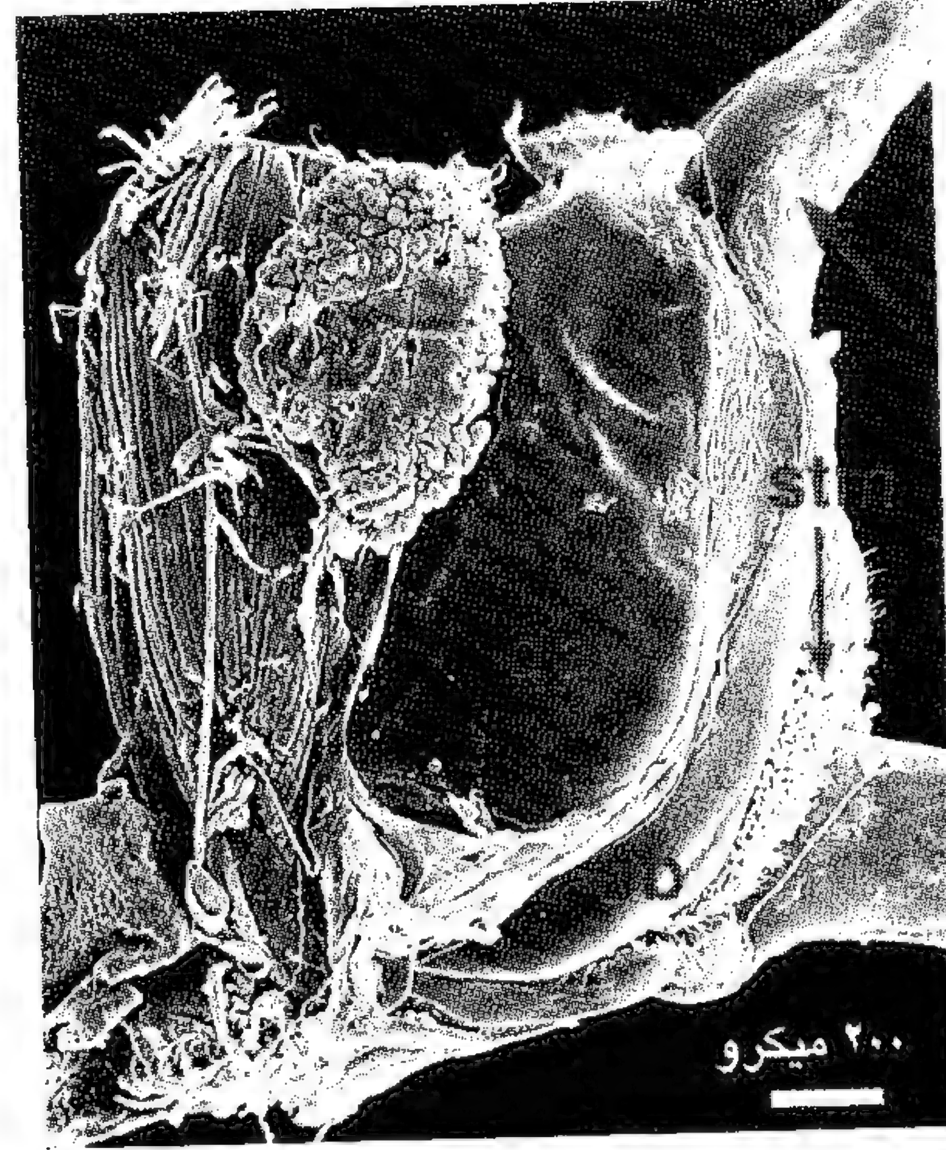


الشكل رقم (١١ , ٩). (أ) شكل يبين ثلاث صفائح شعيرية ترتبط بكل جهاز قاعدي لإظهار حركات الرمحين (la). تقع الصفيحة الشعيرية الأولى على الحافة الأمامية لصفيحة المستطيلة (ob)، حيث تتنبه أعضاء الحس الميكانيكية الموجودة بحركة الصفيحة المثلثة بالنسبة للصفيحة المستطيلة. تقع الصفيحة الشعيرية الثانية على الذراع الثاني (2ra)حيث تتنبه أعضاء الحس بها بحركة الذراع الأول (1ra). توجد الصفيحة الشعيرية الثالثة على الذراع الثاني قريبا من نقطة اتصاله مع الانتفاخ البصيلي انظر (الشكل رقم ٧ , ٩).

(ب) شكل يبين إزالة جزء من الصفيحة المثلثة لتظهر الصفيحة الشعيرية الأولى على الصفيحة المستطيلة. ويمكن رؤية الصفيحة الشعيرية الثانية على الذراع الثاني وتقع أعضاء الحس الخاصة بها تحت الذراع الأول.

(جـ) بعض شعيريات مستقبلات الحس الميكانيكية (MH) تشكل الصفيحة الشعيرية الثانية على الذراع الثاني.

(د) شكل يبين كيف تنحني أعضاء الحس عندما يتحرك الذراع الأول بالنسبة للذراع الثاني.



الشكل رقم (٩,١٢). السطح الخارجي للجانب الأيسر من آلة اللسع حيث تقع غدة كوشيفنيكوف على الجزء العلوي من الصفيحة المربعة (QP) بين هذه الصفيحة وصفيحة الثغر التنفسي (لا ترى في هذا الشكل). يتدفق إفراز الغدة عبر الصفيحتين المربعة والمستطيلة، ويتراكم على شعيرات الغشاء المهدب (STM). يفرز أيضا الجزء البعيد من غلاف آلة اللسع مركبات متطايرة.

العلاقة الخطية بين هـذه الاختلافات، ويعتقد أن حفظ هذه العلاقة يسمح بتولد قوة كافية لثقب جلود الأهداف ذات درجـات المقاومـة المختلفة، بينمـا يحافظ على طول الدفعـة الأمامية للرمح ثابتـا [٨]. وإذا جردت آلـة اللسع من الإشـارات الحسية الـواردة من أعضاء الحس الموجودة علـى هذه الآلـة ، فـإن الاستجابة القاعديـة للسع تستمـر ولكن تفقـد العلاقـة بين هذه الاختلافـات. ويلاحـظ أن فقـد الإشارات مـن أحد الجانبـين ينتج عنه اختلافات كبيرة في النشاط العضلي لنفس الجانـب. وتقـترح هـذه النتائـج أن النشـاط الإيقاعـي للعضلات التي تستجيب لعملية اللسع يمكن أن يتولد بواسطة المولد النمطي المركزي الذي يتكون من زوج من أجهزة قياس الذبذبات Oscillators، واحد في كل نصف مـن العقدة العصبية الأخيرة ويرتبطان معـا. ويمكن تعديل نشاط كل جهـاز قياس الذبذبات بواسطـة الدخل مـن المستقبلات الحسية لـكل جانـب. ويعتقد أن هذا التعديل بواسطـة التغذية الاسترجاعية العصبية يكـون ضروريا ليسمح لاستجابـة اللسع بأن تؤدي وظيفتها تحت مختلف الظروف.

سادساً:- فرمونات التحذير
Alarm pheromones

وجد أن الفرمونات التي تنذر وتجذب النحل الآخر والتي يمكـن أن تعمل على اللسع إذا ما وجدت منبهات مناسبـة إضافيـة، تفرز وتحرر عندما تتمـدد آلة لسع الشغـالات وكذلك عندما تغرس هذه الآلة في كائن حي معتدى. وتفرز غـدة الفك العلوي أيضا فرمون مرتبط أيضا بسلوك التحذير. تتكون معظم فرمونات الحشرات مـن خليط من المركبات المتطايـرة ولا يختلف فرمون التحذيـر عن ذلك. وقد تم تسجيـل أكثر من ٤٠ مركب متطايـر في مستخلصات آلة اللسـع لنحلة العسل [١٠]، ولكـن على غـير المتوقع وجد أن كلهـا تعتبر مركبات نشطة في فرمون التحذير. وقد يكون لبعض المركبات المسجلـة أدوار أخرى، بينما قـد يكون البعض الآخر مركبات أولية يمكـن أن تشكل منها مركبات أخرى أو نـواتج تحليـل مركبـات أخرى، وقـد تكـون بعضـ المركبـات مجرد ملوثـات. إن المكونـات التي تظهر الاستجابـة السلوكية والمكونـات النشطة هي جزيئات بسيطة لها وزن جزيئـي منخفض ودرجة تطاير عالية ، كمـا تنتشـر هذه المكونـات بسرعة وبالتـالي تظهر استجابة من أعضاء الطائفـة ولكن هذه المكونات غير ثابتة في الهواء لمدة طويلـة إلا إذا استمرت إشارات الخطر في الإفراز والانطلاق.

لقـد كان أول مكـون مـن مكونـات فرمونات التحذيـر أمكـن تعريفه هـو خـلات أيزوبنتيل [١١] Isopentyl acetate (وكان يطلـق عليـه في بحـوث سابقة خلات أيزواميل Isoamyl acetate) ، وتقترح الدراسات الحديثـة أن هذا المركب يتم إنتاجه في غدة كوشيفنيكـوف [١٢] Koschevnikov،s glands. وتنتج هذه الغـدة المزدوجة أيضا مركبـات متطايرة أخـرى، وهي بالتحديد استرات Esters، وكحولات Alcohols التـي قـد تساهـم في وظيفـة فرمـون التحذيـر. تقع غـدة كوشيفنيكوف علـى الجزء العلوي للصفيحـة المربعـة وتتركب من كتلة مـن الخلايا التي ترقـد على طـول الغشاء بـين الحلقي الـذي يوجد بين الصفيحـة المربعة(الشـكل رقـم ٩,١٢) وصفيحة في سقف حجـرة اللسـع والتي تسمـى الصفيحـة الثغرية Spiracular plate.

تحتـوي كل غـدة علـى خلايـا كبـيرة ذات شـكل بيضاوي وتلفظ إفرازاتهـا في قنوات ضيقة تفتح على الغشـاء بين الحلقي ، ومن هذا المـكان يتدفق الإفراز المتجمع في حجـرة اللسع من خلال الصفيحتين المربعة والمستطيلـة [١٢]. في حجرة اللسـع، يتراكم الإفراز على الغشـاء المهدب Setaceous membrane الذي يربط الحـواف السفلـى للصفيحتين المستطيلتين، منحنيـا مـن الناحيـة الظهريـة على قاعـدة انتفـاخ آلـة اللسع وممتـدا للخلف في فص شعري (الشـكل رقم ٩,١٢). يعلق إفـراز غـدة كوشيفنيكوف بين شعـيرات الغشاء المهدب الذي يظهر إذا استطالت آلة اللسع وكذلك عندما تنـزع آلـة اللسع مـن جسـم النحلـة، لتسمـح بتبخير

الجدول رقم (٩,١): استجابات شغالة نحل العسل للمركبات الفرمونية

تنبيه النحل عند مدخل الخلية	إطلاق سلوك اللسع	تثبيط نشاط السروح في النحل	تثبيط الشم
خلات أيزوبنتيل×	خلات أيزوبنتيل	خلات أيزوبنتيل×	خلات أيزوبنتيل×
خلات إن-بيوتيل	خلات إن-بيوتيل×	خلات إن-بيوتيل×	-
خلات إن-هكسيل	-	خلات إن-هكسيل	-
-	-	خلات إن-أوكتيل×	خلات إن-أوكتيل×
٢ - خلات نونيل	-	-	٢- خلات نونيل×
-	-	خلات إن-ديسيل	-
خلات إيكوسانول	-	-	-
حمض أوكتانويك	-	حمض أوكتانويك×	حمض أوكتانويك
١ - بيوتانول	١ -بيوتانول	-	١-بيوتانول
١- بنتانول	١- بنتانول ×	١ -بيوتانول	١-بيوتانول×
-	-	كحول أيزوبنتيل×	-
٢-هبتانول	-	٢—هبتانول	-
١-أوكتانول	١-أوكتانول	١-أوكتانول×	١-أوكتانول
-	٢-نونانول	-	-
-	٩-أوكتاديسين-١-أول	-	-
-	ب-كريسول	-	-
-	-	-	(زد)-١١-إيكوسين-١-أول×
-	٢-هبتانون××	٢- هبتانون ××	٢ - هبتانون ××+×

× - تبدو مؤثرة جدا

××-هبتانون يتم إفرازه من غدد الفكوك العليا. عن(١٩).

وتجدر الإشارة إلى أن كل المركبات المختبرة ليست لها تأثير متساوي وليست كلها أيضا تظهر نفس السلوكيات ، وعموما يجب الإعتناء بتفسير نتائج التنبيه بالكيميائيات كل على حده ، حيث أنه في حالة فرمونات معظم الحشرات ، يعتبر الخليط ونسب المكونات الكيميائية في هذا الخليط عوامل هامة في إحداث السلوك.وقد أكدت التسجيلات الكهروفسيولوجية من الألياف العصبية الداخلية الموجودة بالحبل العصبي البطني للنحلة أهمية خلط المركبات. وعموما لم يتم التوصل إلى خلايا عصبية يمكن أن تستجيب للمركبات المنفردة، وبدلا من ذلك تستجيب الخلايا العصبية المنفردة لمدى من المركبات التي تدخل في تركيب فرمون التحذير (١٦).

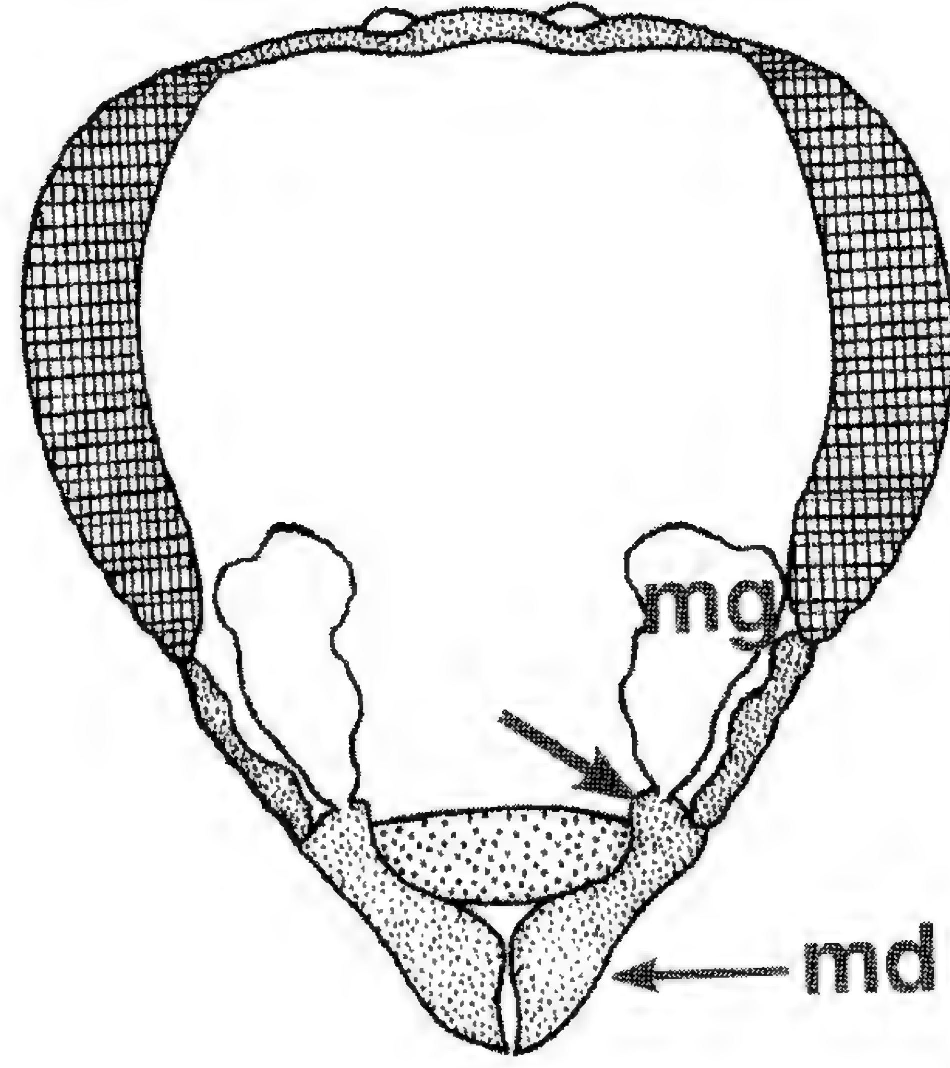
المركبات المتطايرة في المنطقة المحيطة. توجد غدة كوشيفنيكوف أيضا في الملكة، وقد سجل أن إفراز الملكة الملقحة ذو جاذبية عالي للشغالات بالرغم من أن وظيفة وكيمياء الغدة في الملكة غير معروفين على وجه الدقة [١٠]. ويبدو أن هذه الغدة تضمحل في الملكة الملقحة والتي عمرها عام واحد.

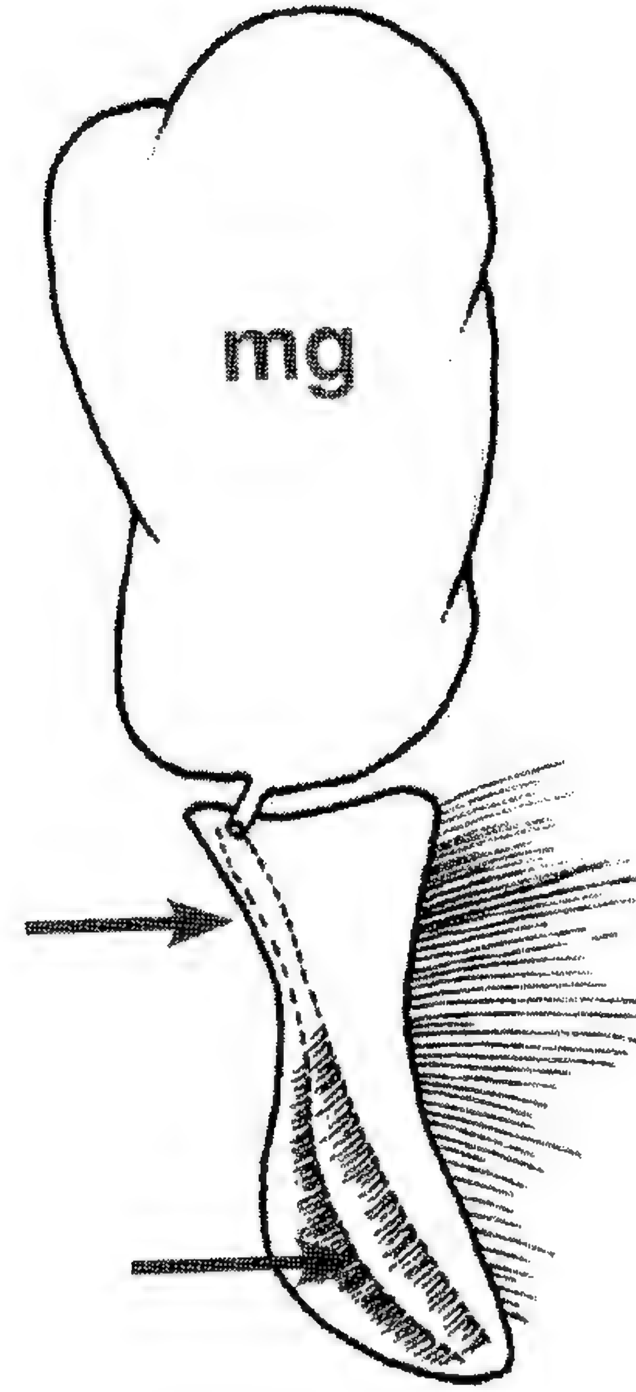
إن التركيب الغدي الثاني الذي ينتج فرمونات تحذير قد وجد في آلة اللسع، حيث لوحظ أن المنطقة القريبة من غلاف آلة اللسع لها نشاط إفرازي (الشكل رقم ٩,١٢) [١٣]. ويتم التحكم في الإفرازات الناتجة وضبطها بواسطة الخلايا الطلائية المتضخمة، حيث تصل هذه الإفرازات إلى السطح عبر القنوات الثقبية الموجودة في جليد غلاف آلة اللسع. وقد وجد أن المركبات المتطايرة التي تنتجها أغشية أغلفة آلة اللسع تثير استجابات تحذيرية بما فيها التنبيه والانجذاب واللسع بواسطة الشغالات الحارسة. وفي الواقع، يبدو أن الغشاء المهدب وأغلفة اللسع هي أكثر المناطق نشاطا في آلة اللسع في إظهار هذا السلوك [١٣]، ولو أن المركبات المتطايرة الخاصة بأغشية غلاف آلة اللسع غير متماثلة وغير ثابتة.

هذا وقد تم اختبار كثير من المركبات المتطايرة التي عرفت في مستخلصات آلة اللسع لبيان تأثيراتها في إظهار العناصر المختلفة للسلوك الدفاعي في نحل العسل. فانطلاق فرمون التحذير على مدخل الخلية ينبه النحل الموجود في هذا المكان وبالتحديد النحل الحارس. وقد يتطوع أفراد قليلة منه في إبلاغ النحل الآخر، حيث تجري داخل الخلية وهي تمد آلة لسعها لتعرض الغشاء المهدب. وينجذب بعض النحل بواسطة

فرمون التحذير ويتحرك تجاه مدخل الخلية مستجيبا ومظهرا سلوكا دفاعيا بالرغم من أن بعض النحل الآخر قد يطرد من المكان بفعل الفرمون. ومن غير الواضح تحديد وتفسير هذه الاختلافات التي حدثت في الاستجابة. بالإضافة إلى ما سبق، فقد وجد أن انطلاق فرمون التحذير عند مدخل الخلية يقلل من نشاط السروح ويثبط سلوك الشم. عندما يلتف النحل الذي تم تطريده حول ملكته، فإنه يعرض غدة ناسونوف الخاصة به للهواء ثم يرفرف بأجنحته لينتشر رائحة الفرمون المنبعث، ولكن انطلاق فرمون التحذير في الجوار يثبط عملية الشم، وبالتالي لا يوجد نحل إضافي يمكن أن يلحق بالمجموعة التي طردت. وقد سجلت بعض الأمثلة على تأثير انطلاق كل مكون من مكونات فرمون التحذير على حدة على مختلف السلوكيات وذلك في الجدول رقم(٩,١). ويلاحظ أن المركب المفرد له عادة ما يكون له تأثير أقل عنه في حالة آلة اللسع المعرضة للهواء، أي أقل من الخليط الكامل لمكونات فرمون التحذير الموجود بنسبته الطبيعية. وقد تم قبول مركب خلات أيزو بنتيل Isopentyl acetate كأكثر مركب متطاير ذو تأثير على إحداث المدى الواسع الكلي من سلوكيات الدفاع في النحلة، وهذا المركب مع مركب (زد)-١١-إيكوسين - ١ -أول [Z-11-eicosen-1-ol] يمكن أن يضاعفا نشاط فرمون اللسع الطبيعي عندما اختبرا نموذج متحرك [١٤]. وبالرغم من أن النحل يتنبه وينجذب ويتجمع حول النموذج الذي فيه تم غرس آلات لسع، فإن هذا النحل يحتاج إلى منبه إضافي على هيئة حركة لكي يبدأ بالهجوم [١٥]. ويبدو أن التأثير الأساسي لمركب مركب (زد)-١١-إيكوسين-١ - أول هو إطالة نشاط مركب خلات أيزوبنتيل الأكثر تطايرا عند تبخيره [١٤].

وتجدر الإشارة إلى أن كل المركبات المختبرة ليست لها تأثير متساوي وليست كلها أيضا تظهر نفس السلوكيات، وعموما يجب الإعتناء بتفسير نتائج التنبيه بالكيميائيات كل على حده، حيث أنه في حالة فرمونات معظم الحشرات، يعتبر الخليط ونسب المكونات الكيميائية في هذا الخليط عوامل هامة في إحداث السلوك. وقد أكدت التسجيلات الكهروفسيولوجية من الألياف العصبية الداخلية الموجودة بالحبل العصبي البطني للنحلة أهمية خلط المركبات. وعموما لم يتم التوصل إلى خلايا عصبية يمكن أن تستجيب للمركبات المنفردة، وبدلا من ذلك تستجيب الخلايا العصبية المنفردة لمدى من المركبات التي تدخل في تركيب فرمون التحذير [١٦].





الشكل رقم (٩,١٣). (أ) شكل تخطيطي يبين منظر أمامي لعلبة رأس شغالة نحل العسل، غدد الفكوك العلوية المزدوجة (mg) والتي تقع في الجهة البطنية الجانبية من الرأس أعلى الفكوك العليا مباشرة (md). تفتح القناة القصيرة للغدة على القاعدة الداخلية للفك (السهم).

(ب) يتدفق إفراز غدة الفك العلوي (mg) على طول التجويف على السطح الداخلي للفك (انظر أيضا الفصل الخامس - ١، الشكل رقم ٥,٦)

سابعاً: لماذا يوجد بالنحلة كثير من المكونات المختلفة في فرمونها التحذيري ؟
Why does the bee have so many different compounds in its alarm pheromone ?

يبدو أن بعض المكونات متخصصة لوظائف مختلفة، فمثلا خلات-إن أوكتيل n-octyl acetate لها تأثير مثبط أو طارد ، بينما يطلق مركب خلات إيكوسانول Eicosanol acetate فقط السلوك التحذيري [١٧]. وقد تختلف الكميات النسبية لمختلف المكونات باختلاف العمر. فمثلا يغيب مركب أيزوبنتيل في شغالة نحل العسل حديثة الخروج إلى أن يصل عمرها ثلاثة أيام ، وتوجد بكميات قليلة من هذا المركب اعتبارا من اليوم الرابع إلى اليوم السابع ، بعد ذلك تزيد الكمية زيادة سريعة إلى أن تصل إلى الحد الأقصى في الشغالة التي عمرها يتراوح ما بين أسبوعين إلى ثلاثة أسابيع عندما تقوم هذه الشغالات بواجبات الحراسة. يلي ذلك انخفاض تدريجي إلى نصف الحد الأقصى للكمية عندما يصبح السروح الخارجي وظيفة هذه الشغالات لجمع الغذاء [١١]. هذا التغير الذي حدث في نسبة المركب يحدث أيضا في المكونات الأخرى [١٨]. فإذا كانت بعض هذه المكونات متخصصة لبعض الوظائف واختلفت نسب هذه المكونات ولو بدرجات طفيفة فإن ذلك تعد كرسائل تنقل بدقة للنحلة لتغير من واجباتها داخل الطائفة باختلاف عمرها.

تنتج غدد الفكوك العليا في الشغالة مركب ٢-هبتانون Heptanone-2، وهو الفرمون الذي له دور في إظهار السلوك التحذيري. وتجدر الإشارة أن كل الباحثين غير متفقين معا على ذلك. تقع الغدد فوق قاعدة كل فك علوي عند جبهة الرأس مباشرة ، وتتكون من تجويف محوري حيث تفرغ الإفرازات في قنوات الخلايا الغدية المحيطة. وتفتح كل غدة في الجانب الداخلي لقاعدة الفك، ويتدفق إفرازاتها على طول التجويف الذي يمر عبر الفك العلوي (الشكل رقم ١٣ ,٩ ، انظر أيضا الفصل الخامس-١ ، (وشكل رقم ٦ ,٥).
وتنتج هذه الغدد حمض ١٠ - هيدروكسي -٢- ديكانويك 10-Hydrxy-2-decanoic acid. في الشغالات الحاضنة حديثة العمر ، يشكل هذا الإفراز المكون الرئيسي لغذاء اليرقات ، ويزيد حجم الغدة وكمية مركب ٢-هبتانون المنتج بزيادة العمر ، حيث يصلا إلى الحد الأقصى في النحل السارح [١٨]. وبالرغم من أن مركب ٢-هبتانون يجذب النحل الحارس وباقي الشغالات الموجودة عند مدخل الخلية ، فإن كفاءته تقل عن مستخلصات آلة اللسع بمقدار ٢٠-٥٠ مرة [١٠]، وأنه لن يؤدي إلى ظهور السلوك العدواني. وقد وجد بعض الباحثين تغير من سلوك انجذاب النحل الحارس في الصيف إلى تنافره في الشتاء [١٨]، وقد يؤدي وجود تركيزات عالية من الفرمون إلى تنافر الشغالات في أي وقت من السنة [١٠]. كما وجد أن الشغالات السارحة تطرد بعد مدة قصيرة من زيارة الأزهار التي تم تعليمها بمركب ٢-هبتانون. ويقترح أن النحل يستغل هذا الفرمون في تعليم الأزهار الخالية من الرحيق أو حبوب اللقاح بعد أن تقوم بزيارتها لكي تحظر النحل الآخر بأن هذه الأزهار أصبحت خالية من الرحيق.

المراجع
References

1. FRISCH, K VON (1967) *The dance language and orientation of bees* (translated by Leigh E Chadwick). The Belknap Press of Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 566 pp.

2. MEISAMI, E (1991) Chemoreception. *In* Ladd Prosser, C (ed.) *Neural and integrative animal physiology*. John Wiley and Sons; New York, USA; pp 335–434.

3. MENZEL, R; ERBER, J (1978) Learning and memory in bees. *Scientific American* 239(1): 102–108.

4. KEELE, C K; NEIL, E; JOELS, M (1982) *Sampson Wright's applied physiology*. Oxford Medical Publications; Oxford, UK; 613 pp (13th edition).

5. CARR, W E; GLEESON, R A; TROPIDO-ROTHENTHAL, H G (1990) The role of perireceptor events in chemosensory processes. *Trends in Neurosciences* 13: 212–215.

6. AMOORE, J E; JOHNSTON, J W; RUBIN, M (1964) Odor classification / stereochemical theory of odor. *Scientific American* 210: 44–49.

7. LAURENT, G (1996) Odor images and tunes. *Neuron* 18: 473–476.

8. KAUER, J S (1991) Contributions of topography and parallel processing to odor coding in the vertebrate olfactory pathway. *Trends in Neuroscience* 14: 79–85.

9. ZACHARUK, R Y (1985) Antennae and sensilla. *In* Kerkut, G A; Gilbert, L J (eds) *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press; Oxford, UK; pp 1–69.

10. MASSON, C; MUSTAPARTA, H (1990) Chemical information processing in the olfactory system of insects. *Physiological Reviews* 70: 199–215.

11. SLIFER, E H; SEKHON, S S (1961) Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee, *Apis mellifera* Linnaeus. *Journal of Morphology* 109(3): 351–381.

12. ALTNER, H; PRILLINGER, L (1980) Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo- and hygroreceptors and its functional significance. *International Review of Cytology* 61: 69–139.

13. ESSLEN, J; KAISSLING, K E (1976) Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). *Zoomorphologie* 83(3): 227–251.

14. GETZ, W M; AKERS, R P (1993) Olfactory response characteristics and tuning structure of placodes in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Apidologie* 24(3): 195–217.

15. VARESCHI, E (1971) Duftunterscheidung bei der Honigbiene — Einzelzell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 75: 143–173.

16. KAISSLING, K E; RENNER, M (1968) Antennale Rezeptoren für queen substance und Sterzelduft bei der Honigbiene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 59: 357–361.

17. PHAM-DELÈGUE, M H; ETIEVANT, P; MASSON, C (1991) Allelochemicals mediating foraging behaviour: the bee–sunflower model. *In* Goodman, L J; Fisher, R C (eds) *The behaviour and physiology of bees*. CAB International on behalf of the Royal Entomological Society and International Bee Research Association; Wallingford, UK; pp 163–184.

18. ARNOLD, G; MASSON, C; BUDHARUGSA, S (1985) Comparative study of the antennal lobes and their afferent pathway in the worker bee and the drone (*Apis mellifera*). *Cell and Tissue Research* 242: 593–605.

19. FREE, J B (1987) *Pheromones of social bees*. Chapman and Hall; London, UK; 218 pp.

20. YOKOHARI, F; TOMINAGA, Y; TATEDA, H (1982) Antennal hygroreceptors of the honeybee, *Apis mellifera* L. *Cell and Tissue Research* 226(1): 63–73.

21. LACHER, V (1964) Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendioxyd, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und der Drohne (*Apis mellifica* L). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 48: 587–623.

22. ERBER, J; PRIBBENOW, B; BAUER, A; KLOPPENBURG, P (1993) Antennal reflexes in the honey bee: tools for studying the nervous system. *Apidologie* 24(3): 283–296.

23. THURM, U (1963) Die Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrössen und stationären Erregungszuständen bei Borstenfeld Sensillen von Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 46: 351–382.

24. McIVER, S (1985) Mechanoreception. *In* Kerkut, G A; Gilbert, L J (eds) *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press; Oxford, UK; pp 71–132.

25. KEVAN, P G; LANE, M A (1985) Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 82(14): 4750–4752.

26. SNODGRASS, R E (1956) *Anatomy of the honey bee*. Comstock Publishing Associates and Cornell University Press; Ithaca, NY, USA; 334 pp.

27. MOHL, B (1987) Sense organs and the control of flight. *In* Goldsworthy, G J; Wheeler, C H (eds) *Insect flight*. CRC Press; Boca Raton, FL, USA; pp 76–97.

28. GULLAN, P J; CRANSTON, P S (1994) *The insects*. Chapman and Hall; London, UK; 491 pp.

29. KIRCHNER, W H (1993) Acoustical communication in honeybees. *Apidologie* 24(3): 297–307.

30. KIRCHNER, W H; TOWNE, W F (1994) The sensory basis of the honeybee's dance language. *Scientific American* 270(6): 74–80.

31. KIRCHNER, W H (1994) Hearing in honeybees: the mechanical response of the bee's antenna to near field sound. *Journal of Comparative Physiology, A* 175: 261–265.

32. DRELLER, C; KIRCHNER, W H (1995) The sense of hearing in honey bees. *Bee World* 76(1): 6–17.

33. MICHELSEN, A; KIRCHNER, W H; LINDAUER, M (1986) Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 207–212.

34. BLIGHT, M (1997) *Personal communication*. Rothamsted Experimental Station; Harpenden, Herts, UK.

الفصل الثاني : الرؤية في النحل

1. SNODGRASS, R E (1956) *Anatomy of the honey bee*. Comstock Publishing Associates and Cornell University Press; Ithaca, NY, USA; 334 pp.

2. SEIDL, R (1982) *Die Sehfelder und Ommatidien Divergenzwinkel von Abeiterin, Konigen und Drohne der Honigbiene* (Apis mellifera). D thesis; Tech. Hochsch., Darmstadt, Germany.

3. WEHNER, R (1981) Spatial vision in arthropods. *In* Autrum, H (ed.) *Vision in invertebrates. Handbook of sensory physiology. VII/6C*. Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 288–616.

4. VARELA, F G; PORTER, K R (1969) Fine structure of the visual system of the honey bee (*Apis mellifera*). 1. The retina. *Journal of Ultrastructural Research* 29: 236–244.

5. LAND, M F (1981) Optics and vision in invertebrates. *In* Autrum, H (ed.) *Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates. Handbook of sensory physiology. VII/6B*. Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 471–592.

6. LAND, M F (1989) Variations in the structure and design of compound eyes. *In* Stavenga, D G; Hardie, R C (eds) *Facets of vision*. Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 90–111.

7. MENZEL, R; WUNDERER, H; STAVENGA, D S (1991) Functional morphology of the divided compound eye of the honeybee drone (*Apis mellifera*). *Tissue and Cell Research* 23(4): 325–335.

8. AUTRUM, H; STOECKER, M (1950) Die Verschmelzungsfrequenzen des Bienenauges. *Zeitschrift für Naturforschung* 56: 38–43.

9. CHITTKA, L; MENZEL, R (1992) The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinator's colour vision. *Journal of Comparative Physiology, A* 171(2): 171–181.

10. FRISCH, K VON (1967) *The dance language and orientation of bees* (translated by Leigh E Chadwick). The Belknap Press of Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 566 pp.

11. GOLDSTEIN, E B (1989) *Sensation and perception*. Wadsworth Publishing Co; Belmont, CA, USA; 590 pp.

12. ZEKI, S (1993) *A vision of the brain*. Blackwell Scientific Publications; Oxford, UK; 366 pp.

13. WALD, G (1964) The receptors of human colour vision. *Science* 162: 230–239.

14. MENZEL, R; BLAKERS, M (1976) Colour receptors in the bee eye — morphology and spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology, A* 108: 11–33.

15. BARTH, F G (1991) *Insects and flowers: the biology of a partnership*. Princeton University Press; Princeton, NJ, USA; 408 pp.

16. DAUMER, K (1956) Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 38: 413–478.

17. HELVERSEN, O VON (1972) The relationship between difference in stimuli and choice frequency in learning experiments with the honeybee. *In* Wehner, R (ed.) *Information processing in the visual systems of arthropods*. Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 323–345.

18. BACKHAUS, W (1991) Color opponent coding in the visual system of the honeybee. *Vision research* 31(7/8): 1381–1397.

19. CHITTKA, L; BEIER, W; HERTEL, H; STEINMANN, E; MENZEL, R (1992) Opponent colour coding is a universal strategy to evaluate the photoreceptor inputs in Hymenoptera. *Journal of Comparative Physiology, A* 170(5): 545–563.

20. SWIHART, S L; GORDON, W C (1971) Red photoreceptor in butterflies. *Nature, London* 231: 126–127.

21. GOULD, J L; GOULD, C G (1988) *The honey bee*. Scientific American Library; New York, USA; 239 pp.

22. WEHNER, R (1989) The hymenopteran skylight compass: matched filtering and parallel coding. *Journal of Experimental Biology* 146: 63–85.

23. FRISCH, K VON (1949) Die Polarisation das Himmelsichts als orientierender Faktor bei den Tanzen der Bienen. *Experentia* 5: 142–148.

24. SCHINZ, R H (1975) Structural specialization in the dorsal retina of the bee, *Apis mellifera*. *Cell and Tissue Research* 162(1): 23–34.

25. WEHNER, R (1989) Neurobiology of polarisation vision. *Trends in Neurosciences* 12: 353–359.

26. LABHART, T (1980) Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye: polarization and angular sensitivity. *Journal of Comparative Physiology, A* 141: 19–30.

27. ROSSEL, S; WEHNER, R (1984) How bees analyse the polarization pattern in the sky. Experiments and model. *Journal of Comparative Physiology, A* 154(5): 607–615.

28. LABHART, T (1988) Polarisation — opponent interneurons in the insect visual system. *Nature, London* 331: 435–437.

29. LINDAUER, M (1971) *Communication among social bees*. Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 161 pp (3rd edition).

30. DYER, F C (1987) Memory and sun compensation by honey bees. *Journal of Comparative Physiology, A* 160: 621–633.

31. CARTWRIGHT, B A; COLLETT, T S (1979) How honeybees know their distance from a near-by visual landmark. *Journal of Experimental Biology* 82: 367–372.

32. SRINIVASAN, M V; LEHRER, M; ZHANG, S W; HORRIDGE, G A (1989) How honeybees measure their distance from objects of unknown size. *Journal of Comparative Physiology, A* 165: 605–613.

33. LEHRER, M (1991) Locomotion does more than bring the bee to new places. *In* Goodman, L J; Fisher, R C J (eds) *The behaviour and physiology of bees*. CAB International on behalf of the Royal Entomological Society of London and the International Bee Research Assocation; Wallingford, UK; pp 185–202.

34. HORRIDGE, G A; ZHANG, S W; LEHRER, M (1992) Bees can combine range and visual angle to estimate absolute size. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B* 337(1279): 49–57.

35. MENZEL, R; CHITTKA, L; EICHMULLER, S; GEIGER, K; PEITSCH, D; KNOLL, P (1990) Dominance of celestial cues over landmarks disproves map-like orientation in honey bees. *Zeitschrift für Naturforschung, C* 45(6): 723–726.

36. KIRSCHFELD, K (1976) The resolution of lens and compound eyes. *In* Zettler, F; Weiler, R (eds) *Neural principles in vision*. Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 354–370.

37. DARTNALL, H J; BOWMAKER, J K; MOLLEN, J D (1983) Human visual pigment: microspectrophotometric measurements from the eyes of seven persons. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 220: 115–130.

38. ROSSEL, S (1989) Polarization sensitivity in compound eyes. *In* Stavanga, D G; Hardie, R C (eds) *Facets of vision*. Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 298–316.

39. SOMMER, E (1979) *Untersuchungen zur topographischen Anatomie der Retina und zur Sehfeldtopologie im Auge der Honigbiene*, Apis mellifera *(Hymenoptera)*. Dissertation; University of Zurich, Switzerland.

40. SRINIVASAN, M V (1994) Pattern recognition in the honeybee: recent progress. *Journal of Insect Physiology* 40(3): 183–194.

41. HERTZ, M (1933) Über figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. *Biologisches Zentralblatt* 53: 10–40.

42. GOULD, J L (1986) Pattern learning by honey bees. *Animal Behaviour* 34: 990–997.

43. ANDERSON, A M (1977) A model for landmark learning in the honey-bee. *Journal of Comparative Physiology, A* 114: 335–355.

44. COLLET, T S; CARTWRIGHT, B A (1983) Eidetic images in insects: their role in navigation. *Trends in Neurosciences* 6: 101–105.

45. HATEREN, J H VAN; SRINIVASAN, M V; WAIT, P B (1990) Pattern recognition in bees; orientation discrimination. *Journal of Comparative Physiology, A* 167(5): 649–654.

46. HUBEL, D H; WIESEL, T N (1968) Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology* 195: 215–243.

47. O'CARROLL, D (1993) Feature detecting neurons in dragonflies. *Nature, London* 362: 541–543.

الفصل الثالث : العوينات الظهرية

1. GOODMAN, L J (1981) Organisation and physiology of the insect dorsal ocellar system. *In* Autrum, H (ed.) *Handbook of sensory physiology. Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates. Volume VII/6C.* Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 201–286.

2. SCHRICKER, B (1965) Die Orientierung der Honigbiene in der Dämmerung, zugleich ein Beitrag zur Frage der Ocellenfunktion bei Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 49: 420–458.

3. GOODMAN, L J (1970) The structure and function of the insect dorsal ocellus. *In* Treherne, J (ed.) *Advances in insect physiology* 7; pp 97–195.

3. HORN, E (1985) Gravity. *In* Kerkut, G A; Gilbert, L J (eds) *Comparative insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press; Oxford, UK; pp 557–576.

4. LINDAUER, M; NEDEL, J O (1959) Ein Schweresinnesorgan der Honigbiene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 42(4): 334–364.

5. LINDAUER, M (1971) *Communication among social bees*. Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 161 pp (3rd edition).

6. THURM, U (1963) Die Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrössen und stationären Erregungszuständen bei Borstenfeld-Sensillen von Bienen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 46(4): 351–382.

7. MARKL, H (1962) Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteran. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 45: 475–569.

8. HORN, E (1975) Mechanisms of gravity processing by leg and abdominal gravity receptors in bees. *Journal of Insect Physiology* 21(3): 673–679.

9. VOWLES, D M (1954) The orientation of ants. II. Orientation to light, gravity and polarised light. *Journal of Experimental Biology* 31: 356–375.

10. JANDER, R (1963) Insect orientation. *Annual Review of Entomology* 8: 95–114.

11. FRISCH, K VON (1967) *The dance language and orientation of bees* (translated by Leigh E Chadwick). The Belknap Press of Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 566 pp.

12. GOULD, J L; GOULD, C G (1988) *The honey bee*. Scientific American Library; W H Freeman and Co; New York, USA; 239 pp.

13. KELLY, J P (1981) Vestibular system. *In* Kandel, E R; Schwartz, J H (eds) *Principles of neural science*. Edward Arnold; London,UK; 731 pp.

4. KALMUS, H (1945) Correlations between flight and vision, and particularly between wings and ocelli in insects. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, A* 20: 84–96.

5. HOMANN, H (1924) Zum Problem der Ocellenfunktion bei den Insekten. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 1: 541–578.

6. WILSON, M (1978) The functional organisation of locust ocelli. *Journal of Comparative Physiology* 124: 297–316.

7. PAN, K C; GOODMAN, L J (1977) Ocellar projections within the central nervous system of the worker honey bee, *Apis mellifera*. *Cell and Tissue Research* 176(4): 505–527.

8. IBBOTSON, M R; GOODMAN, L J (1990) Response characteristics of four wide-field, motion-sensitive descending interneurons in *Apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology* 148: 255–279.

9. BIDWELL, N J; GOODMAN, L J (1993) Possible functions of a population of descending neurons in the honeybee's visuomotor pathway. *Apidologie* 24(3): 333–354.

10. ROWELL, C H F; REICHERT, H (1986) Three descending interneurons reporting deviation from course in the locust. II Physiology. *Journal of Comparative Physiology* 158: 775–794.

11. BIDWELL, N J (1992) *Response characteristics of motion-sensitive descending interneurons in the worker honey bee (*Apis mellifera*)*. PhD thesis; University of London, UK; 338 pp.

12. KASTBERGER, G (1990) The ocelli control the flight course in honeybees. *Physiological Entomology* 15(3): 337–346.

الفصل الرابع : استجابة النحلة للجاذبية الأرضية

1. MARLER, P R; HAMILTON, W J (1966) *Mechanisms of animal behaviour*. John Wiley and Sons; New York, USA; 771 pp.

2. ECKERT, R; RANDALL, D; AUGUSTINE, G (1988) *Animal physiology, mechanisms and adaptations*. W H Freeman and Co; New York, USA; 683 pp.

الفصل الخامس : التغذية

1. SEELEY, T D (1985) *Honey bee ecology: a study of adaptation in social life*. Princeton University Press; Princeton, NJ, USA; 201 pp.

2. SNODGRASS, R E (1956) *Anatomy of the honey bee*. Comstock Publishing Associates and Cornell University Press; Ithaca, NY, USA; 334 pp.

3. HADLEY, N T (1986) The arthropod cuticle. *Scientific American* 265: 98–106.

4. WHITEHEAD, A T; LARSEN, J R (1976) Ultrastructure of the contact chemoreceptors of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 5(4/5): 301–315.

5. CHAPMAN, R F (1995) Mechanisms of food handling by chewing insects. *In* Chapman, R F; Boer, G de (eds) *Regulatory mechanisms in insect feeding*. Chapman and Hall; New York, USA; pp 3–31.

6. MEYER, W (1956) Propolis bees and their activities. *Bee World* 37(2): 25–36.

7. WINSTON, M (1987) *The biology of the honey bee*. Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 281 pp.

8. SEELEY, T D (1995) *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 295 pp.

9. RIBEIRO, J M C (1995) Insect saliva: function, biochemistry and physiology. *In* Chapman, R F; Boer, G de (eds) *Regulatory mechanisms in insect feeding*. Chapman and Hall; New York, USA; pp 72–97.

10. RUTTNER, F; TASSENCOURT, L; LOUVEAUX, J (1978) Biometrical–statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera* L. I. Material and methods. *Apidologie* 9(4): 363–381.

11. DADE, H A (1962) *Anatomy and dissection of the honeybee*. Bee Research Association; London, UK; 158 pp.

12. KINGSOLVER, J G; DANIEL, T L (1995) Mechanics of food handling by fluid-feeding insects. *In* Chapman, R F; Boer, G de (eds) *Regulatory mechanisms in insect feeding*. Chapman and Hall; New York, USA; pp 32–73.

13. MEISAMI, E (1991) Chemoreception. *In* Ladd Prosser, C (ed.) *Neural and integrative animal physiology*. John Wiley; New York, USA; pp 317–434.

14. BERNAYS, E A; CHAPMAN, R F (1994) *Host–plant selection by phytophagous insects*. Chapman and Hall; New York, USA; 312 pp.

15. FRINGS, H; FRINGS, N (1949) The loci of contact chemoreceptors in insects. A review with new evidence. *American Midland Naturalist* 41: 602–658.

16. DOSTAL, B (1958) Reichfähigkeit und Zahl der Reichsinneselemente bei der Honigbiene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 41(2): 179–203.

17. SLIFER, E H; SEKHON, S S (1961) Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee, *Apis mellifera* Linnaeus. *Journal of Morphology* 109(3): 351–381.

18. ERICKSON, E H; CARLSON, S D; GARMENT, M B (1986) *A scanning electron microscope atlas of the honey bee*. Iowa State University Press; Ames, IA, USA; 292 pp.

19. GALIC, M (1971) Die Sinnesorgane an der Glossa, dem Epipharynx und dem Hypopharynx der Arbeiterin von *Apis mellifera* L. (Insecta, Hymenoptera). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere* No. 3: 201–228.

20. FRISCH, K VON (1967) *The dance language and orientation of bees* (translated by Leigh E Chadwick). The Belknap Press of Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 566 pp.

21. KUNZE, G (1933) Einige Versuche über den Antenngeschmackssinn der Honigbiene. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 52: 465–512.

5. KESTLER, P (1984) Respiration and respiratory water loss. *In* Hoffmann, K H (ed.) *Environmental physiology and biochemistry of insects.* Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 137–183.

6. MILLER, P L (1981) Ventilation in active and in inactive insects. *In* Herreid, C F; Fourtner, C R (eds) *Locomotion and energetics in arthropods.* Plenum Press; New York, USA; pp 367–390.

7. ALLEN, M D (1959) Respiration rates of worker honeybees of different ages and at different temperatures. *Journal of Experimental Biology* 36(1): 92–101.

8. ROTHE, U; NACHTIGALL, W (1989) Flight of the honeybee. IV. Respiratory quotients and metabolic rates during sitting, walking and flying. *Journal of Comparative Physiology, B* 158: 739–749.

9. LIGHTON, J R B; LOVEGROVE, B G (1990) A temperature-induced switch from diffusive to convective ventilation in the honey bee. *Journal of Experimental Biology* 154: 509–516.

10. BAILEY, L (1954) The respiratory currents in the tracheal system of the adult honey-bee. *Journal of Experimental Biology* 31(4): 589–593.

11. KAARS, C (1981) Insects — spiracle control. *In* Herreid, C F; Fourtner, R (eds) *Locomotion and energetics in arthropods.* Plenum Press; New York, USA; pp 337–366.

12. BAILEY, L; BALL, B V (1991) *Honey bee pathology.* Harcourt Brace Jovanovich; Sidcup, Kent, UK; 193 pp (2nd edition).

الفصل السابع : الطيران

1. KUKALOVÁ-PECK, J (1983) Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropod leg. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1618–1668.

2. DICKINSON, M H; HANNAFORD, S; PALKA, J (1997) The evolution of insect wings and their sensory apparatus. *Brain, Behaviour and Evolution* 50: 13–24.

22. CRANE, E (ed.) (1975) *Honey: a comprehensive survey.* Heinemann in co-operation with Bee Research Association; London, UK; 608 pp.

23. WHITEHEAD, A T; LARSEN, J R (1976) Electrophysiological responses of galeal contact chemoreceptors of *Apis mellifera* to selected sugars and electrolytes. *Journal of Insect Physiology* 22(12): 1609–1616.

24. BEETSMA, J; SCHOONHOVEN, L M (1960) Some chemosensory aspects of the social relations between the queen and the worker in the honeybee (*Apis mellifera* L). *Proceedings Koninklijke Nederlanse Akademie van Wetenschappen* 69: 645–647.

25. LINDAUER, M (1971) *Communication among social bees.* Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 161 pp (3rd edition).

26. STOFFOLANO, J G (1995) Regulation of a meal in Diptera, Lepidoptera and Hymenoptera. *In* Chapman, R F; Boer, G de (eds) *Regulatory mechanisms in insect feeding.* Chapman and Hall; New York, USA; pp 210–247.

27. CRANE, E (1990) *Bees and beekeeping: science practice and world resources.* Heinemann Newnes; Oxford, UK; 614 pp.

28. BARTH, F G (1991) *Insects and flowers. The biology of a relationship.* Princeton University Press; Princeton, NJ, USA; 408 pp.

الفصل السادس : التنفس

1. SNODGRASS, R E (1956) *Anatomy of the honey bee.* Comstock Publishing Associates and Cornell University Press; Ithaca, NY, USA; 334 pp.

2. WIGGLESWORTH, V B; LEE, W M (1982) The supply of oxygen to the flight muscles of insects: a theory of tracheole physiology. *Tissue and Cell* 14: 501–518.

3. WEIS-FOGH, T (1964) Diffusion in insect wing muscle, the most active tissue known. *Journal of Experimental Biology* 41: 229–256.

4. CASEY, T M (1989) Oxygen consumption during flight. *In* Goldsworthy, G J; Wheeler, C H (eds) *Insect flight.* CRC Press; Boca Raton, FL, USA; pp 258–272.

3. BRODSKY, A K (1994) *The evolution of insect flight*. Oxford University Press; Oxford, UK.

4. KINGSOLVER, J G; KOEHL, M A R (1985) Aerodynamics, thermoregulation and the evolution of insect wings: differential scaling and evolutionary change. *Evolution* 39(3): 488–504.

5. WOOTTON, R J (1986) The origin of insect flight: where are we now? *Antenna* 10: 82–86.

6. RUFFIEUX, L; ELOUARD, J; SARTORI, M (1998) Flightlessness in mayflies and its relevance to hypotheses on the origin of flight. *Proceedings of the Royal Society, B* 265: 2135–2140.

7. COELHO, J R; HOAGLAND, J (1995) Load-lifting capacities of three species of yellowjackets (*Vespula*) foraging on honeybee corpses. *Functional Ecology* 9(2): 171–174.

8. DUDLEY, R (2000) *The biomechanics of insect flight: form, function and evolution*. Princeton University Press; Princeton NJ, USA.

9. BARNARD, R H; PHILPOTT, D R (1995) *Aircraft flight*. Longman; Harlow, UK.

10. ELLINGTON, C P (1999) The novel aerodynamics of insect flight: applications to micro-air vehicles. *Journal of Experimental Biology* 202: 3439–3448.

11. DUDLEY, R; ELLINGTON, C P (1990) Mechanics of forward flight in bumble bees. *Journal of Experimental Biology* 148: 19–88.

12. HEPBURN, H R; RADLOFF, S E; FUCHS, S (1999) Flight machinery dimensions of honeybees *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology, B* 169(2): 107–112.

13. DICKINSON, M H; LEHMANN, F; SANE, S P (1999) Wing rotation and the aerodynamic basis of insect flight. *Science* 284: 1954–1960.

14. BENNETT, L (1966) Insect aerodynamics: vertical sustaining force in near hovering flight. *Science* 152: 1263–1266.

15. WOOD, J (1970) A study of the instantaneous air velocities in a plane behind the wings of certain Diptera flying in a wind tunnel. *Journal of Experimental Biology* 52: 17–25.

16. WEIS-FOGH, T (1973) Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. *Journal of Experimental Biology* 59: 169–230.

17. COOTER, R J; BAKER, P S (1977) The Weis-Fogh clap and fling mechanism in Locusta. *Nature, London* 269: 53–54.

18. ELLINGTON, C P (1984) The aerodynamics of insect flight I–VI. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 305: 1–181.

19. ELLINGTON, C P; VAN DER BERG, C; WILLMOTT, A P; THOMAS, A L R (1996) Leading-edge vortices in insect flight. *Nature, London* 384: 626–630.

20. GRODNITSKY, D L; MOROZOV, P P (1993) Vortex formation during tethered flight of functionally and morphologically two-winged insects, including evolutionary considerations on insect flight. *Journal of Experimental Biology* 182: 11–40.

21. WOOTTON, R J (1992) Functional morphology of insect wings. *Annual Review of Entomology* 37: 113–140.

22. WOOTTON, R J (1981) Support and deformability in insect wings. *Journal of Zoology* 193: 447–468.

23. SNODGRASS, R E (1956) *Anatomy of the honey bee*. Comstock Publishing Associates and Cornell University Press; Ithaca, NY, USA; 334 pp.

24. NEVILLE, A C (1993) *Biology of fibrous composites: development beyond the cell membrane*. Cambridge University Press; Cambridge, UK.

25. PRINGLE, J W S (1957) *Insect flight*. Cambridge Monographs in Experimental Biology, No. 9. Cambridge University Press; Cambridge, UK; 133 pp.

26. DADE, H A (1962) *Anatomy and dissection of the honeybee*. Bee Research Association; London, UK; 158 pp.

27. DUDLEY, R (1999) Unsteady aerodynamics. *Science* 284: 1937–1939.

28. DANFORTH, B N (1989) The evolution of hymenopteran wings: the importance of size. *Journal of Zoology* 218: 247–276.

29. ROWELL, C H F; REICHERT, H (1986) Three descending interneurons reporting deviation from course in the locust. *Journal of Comparative Physiology, A* 158: 775–794.

30. EGELHAAF, M (1989) Visual afferences to flight steering muscles controlling optomotor response of the fly. *Journal of Comparative Physiology, A* 165: 719–730.

31. GOTZ, K G (1968) Flight control of *Drosophila* by visual perception of motion. *Kybernetik* 4: 199–208.

32. REICHARDT, W (1973) Musterinduzierte Flugorientierung. Verhaltens-Versuche an der Fliege *Musca domestica. Naturwissenschaften* 60: 122–138.

33. COLLETT, T S; KING, A J (1975) Vision during flight. *In* Horridge G A (ed.) *The compound eye and vision in insects.* Clarendon Press; Oxford, UK; pp 437–466.

34. PREISS, R; SPORK, P (1995) How locusts separate pattern flow into its rotatory and translatory components (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Behaviour* 8: 763–779.

35. FRIEDRICH, R W; SPATZ, H C; BAUSENWEIN, B (1994) Visual control of wing beat frequency in *Drosophila. Journal of Comparative Physiology, A* 175: 587–596.

36. ESCH, H E; BURNS, J E (1996) Distance estimation by foraging honeybees. *Journal of Experimental Biology* 199: 155–162.

37. SRINIVASAN, M V; ZHANG, S W; BIDWELL, J (1997) Visually mediated odometry in honeybees. *Journal of Experimental Biology* 200: 2513–2522.

38. SRINIVASAN, M V; ZHANG, S W; LEHRER, M; COLLETT, T S (1996) Honeybee navigation *en route* to the goal: visual flight control and odometry. *Journal of Experimental Biology* 199: 237–244.

39. DAVID, C T (1986) Mechanisms of directional flight in wind. *In* Payne, T E; Birch, M C; Kennedy, C E J (eds) *Mechanisms in insect olfaction.* Clarendon Press; Oxford, UK; pp 49–57.

40. FLETCHER, W A; GOODMAN, L J; GUY, R G; MOBBS, P G (1984) Horizontal and vertical motion detectors in the ventral nerve cord of the honeybee, *Apis mellifera. Journal of Physiology* 351: 16.

41. GOODMAN, L J; FLETCHER, W A; GUY, R G; MOBBS, P G; POMFRETT, C D J (1987) Motion sensitive descending interneurons, ocellar L_D neurons and neck motorneurons in the bee: a neural substrate for visual course control in *Apis mellifera. In* Menzel, R; Mercer, A (eds) *Neurobiology and behavior of honeybees.* Springer-Verlag; Berlin, Germany; pp 158–77.

42. GOODMAN, L J; IBBOTSON, M R; POMFRETT, C D J (1990) Directional tuning of motion-sensitive interneurons in the brain of insects. *In Higher order sensory processing.* Manchester University Press; Manchester, UK; pp 27–48.

43. IBBOTSON, M R; GOODMAN, L J (1990) Response characteristics of four wide-field motion-sensitive descending interneurons in *Apis mellifera. Journal of Experimental Biology* 148: 255–279.

44. IBBOTSON, M R (1991) Wide-field motion-sensitive neurons tuned to horizontal movement in the honeybee, *Apis mellifera. Journal of Comparative Physiology, A* 168: 91–102.

45. IBBOTSON, M R (1991) A motion-sensitive visual descending neurone in *Apis mellifera* monitoring translatory flow-fields in the horizontal plane. *Journal of Experimental Biology* 157: 573–577.

46. GOODMAN, L J; IBBOTSON, M F BIDWELL, N J (1991) Spatial, temporal an directional properties of motion-sensitiv visual neurons in the honeybee. *In* Goodma L J; Fisher, R C (eds) *The behaviour and physi logy of bees*. CAB International on behalf c the Royal Entomological Society and th International Bee Research Associatio Wallingford, Oxon, UK; pp 203–226.

47. GRIES, M; KOENIGER, N (199 Straight forward to the queen: pursuir honeybee drones (*Apis mellifera* L.) adju their body axis to the direction of the quee *Journal of Comparative Physiology, A* 17 539–544.

48. GOODMAN, L J (1965) The role of ce tain optomotor reactions in regulating st bility in the rolling plane during flight in tl desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal Experimental Biology* 42: 385–407.

49. ROWELL, C H F; PEARSON, K (1983) Ocellar input to the flight motor sy tem of the locust: structure and functio *Journal of Experimental Biology* 103: 265–28

50. MIZUNAMI, M (1994) Informatic processing in the insect ocellar system: cor parative approaches to the evolution of visu processing and neural circuits. *Advances Insect Physiology* 25: 151–265.

51. GEWECKE, M; NIEHAUS, M (198 Flight and flight control by the antennae the Small Tortoiseshell (*Aglais urticae* L; Le idoptera). I. Flight balance experimen *Journal of Comparative Physiology, A* 14 249–256.

52. GEWECKE, M; HEINZEL, H G (198 Aerodynamic and mechanical properties the antennae as air-current sense organs *Locusta migratoria*. I. Static characteristic *Journal of Comparative Physiology, A* 13 357–366.

53. HEINZEL, H G; GEWECKE, M (198 Aerodynamics and mechanical properties antennae as air-current sense organs *Locusta migratoria*. II. Dynamic character tics. *Journal of Comparative Physiology, A* 16 671–680.

54. CAMHI, J M (1969) Locust wind receptors: 1. Transducer mechanics and sensory response. *Journal of Experimental Biology* 50: 335–348.

55. BACON, J; TYRER, M (1979) The innervation of the wind-sensitive head hairs of the locust, *Schistocerca gregaria*. *Physiological Entomology* 4: 301–309.

56. GEWECKE, M; PHILIPPEN, J (1978) Control of the horizontal flight-course by air-current sense organs in *Locusta migratoria*. *Physiological Entomology* 3: 43–52.

57. GILBERT, C; GRONENBERG, W; STRAUSFELD, N J (1995) Occulomotor control in calliphorid flies: head movements during activation and inhibition of neck motor neurons corroborate neuroanatomical predictions. *Journal of Comparative Neurology* 361: 285–297.

58. ROBERT, D; ROWELL, C H F (1992) Locust flight steering. II. Acoustic avoidance manoeuvres and associated head movements. *Journal of Comparative Physiology, A* 171: 53–62.

59. ROBERT, D; ROWELL, C H F (1992) Locust flight steering. I. Head movements and the organisation of correctional manoeuvres. *Journal of Comparative Physiology, A* 171: 41–51.

60. EGGERS, F (1928) Die Stiftführenden Sinnesorgane. *Zool. Baust.* 2(1) (Quoted in Pringle, J W S (1957) *Insect flight*. Cambridge University Press; Cambridge, UK; 133 pp.).

61. ZAĆWILICHOWSKI, J (1933) Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel der Honigbiene (Apis mellifica L.). *Bulletin of the International Academy of Cracovie (Academy of Polish Science), B* II: 275–289. (Quoted in Pringle, J W S (1957) *Insect flight*. Cambridge University Press; Cambridge, UK; 133 pp.).

62. ALTMAN, J S; TRYER, M (1974) Insect flight as a system for the study of the development of neuronal connectives. *In* Browne L B (ed.) *Experimental analysis of insect behaviour*. Springer-Verlag; Heidelberg, Germany; pp 159–179.

63. DICKINSON, M H (1990) Linear and nonlinear encoding properties of an identified mechanoreceptor on the fly wing measured with mechanical noise stimuli. *Journal of Experimental Biology* 151: 219–244.

64. DICKINSON, M H (1990) Comparison of encoding properties of campaniform sensilla on the fly wing. *Journal of Experimental Biology* 151: 245–261.

65. DICKINSON, M H (1992) Directional sensitivity and mechanical coupling dynamics of campaniform sensilla during chordwise deformation of the fly wing. *Journal of Experimental Biology* 169: 221–233.

66. FRISCH, K VON (1967) *The dance language and orientation of bees* (translated by Leigh E Chadwick). The Belknap Press of Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 566 pp.

67. LINDAUER, M (1976) Foraging and homing flight of the honeybee: some general problems of orientation. *In* Rainey, R C (ed.) *Insect flight*. Symposia of the Royal Entomological Society, No. 7; Blackwell; Oxford, UK; pp 199–216.

68. RILEY, J R; OSBOURNE, J L (2001) Flight trajectories of foraging insects: observations using harmonic radar. *In* Woiwod, I P; Reynolds, D R; Thomas, C D (eds.) *Insect movement: mechanisms and consequences*. CAB International; Wallingford, UK; pp 129–157.

69. HERAN, H; LINDAUER, M (1963) Windkompensation und Seitenwindkorrektur der Bienen beim Flug über Wasser. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 47: 39–55.

70. CAPALDI, E A; SMITH, A D; OSBORNE, J L; FAHRBACH, S E; FARRIS, S M; REYNOLDS, D R; EDWARDS, A S; MARTIN, A; ROBINSON, G E; POPPY, G M; RILEY, J R (2000) Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature, London* 403: 537–540.

71. SEELEY, T D; MORSE, R A; VISCHER, P K (1979) The natural history of the flight of honey bee swarms. *Psyche* 86: 103–113.

72. COMBS, G F (1972) The engorgement of swarming worker honey bees. *Journal of Apicultural Research* 11(3): 121–128.

73. HANAUER-THIESER, U; NACHTIGALL, W (1995) Flight of the honeybee VI: energetics of wind tunnel exhaustion flights at defined fuel content, speed adaptation and aerodynamics. *Journal of Comparative Physiology, B* 165: 471–483

74. SEELEY, T D (1995) *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 295 pp.

75. RUTTNER, F; RUTTNER, H (1966) Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Dronen. 3 Flugweite und Flugrichtung der Drohnen. *Zeitschrift für Bienenforschungen* 8(9): 332–354.

76. KOENINGER, G; KOENINGER, N; FABRITIUS, M (1979) Some detailed observations of mating in the honey bee. *Bee World* 60: 53–57.

77. COMBA, L; CORBET, S A; HUNT, L; WARREN, B (1999) Flowers, nectar and insect visits: evaluating British plant species for pollinator-friendly gardens. *Annals of Botany* 83: 369–383.

78. NACHTIGALL, W; HANAUER-THIESER, U; MÖRZ, M (1995) Flight of the honeybee VII: Metabolic power versus flight speed relation. *Journal of Comparative Physiology, B* 165: 484–489.

79. CAHILL, K; LUSTICK, S (1976) Oxygen consumption and thermoregulation in *Apis mellifera* workers and drones. *Journal of Comparative Physiology, A* 55: 355–357.

80. CORBET, S A; FUSSELL, M; AKE, R; FRASER, A; GUNSON, C; SAVAGE, A; SMITH, K (1993) Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology* 18: 17–30.

81. STONE, G N; WILLMER, P G (1989) Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology* 147: 303–328.

3. WINSTON, M L; SLESSOR, K N (1992) The essence of royalty: honey bee queen pheromone. *American Scientist* 80(4): 374–385.

4. NOIROT, C; QUENNEDEY, A; SMITH, R F (1974) Fine structure of insect epidermal glands. *Annual Review of Entomology* 19: 61–81.

5. BLUM, M S (1992) *Honey bee pheromones. In* Graham, J N (ed.) *The hive and the honeybee.* Dadant and Sons Hamilton, IL, USA; pp 373–400.

6. UEYAMA, Y; HASHIMOTO, S; NII, H; FURUKAWA, K (1990) The essential oil from the flowers of *Rosa rugosa* Thunb. var. *plena* Regel. *Flavour and Fragrance Journal* 5: 219–222.

7. HANSSON, B S (1995) Olfaction in Lepidoptera. *Experientia* 11: 1003–1027.

8. BOECKH, J; KAISSLING, K E; SCHNEIDER, D (1965) Insect olfactory receptors. *Coldspring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 30: 263–280.

9. WILSON, E O (1963) Pheromones. *Scientific American* 208: 2–11.

10. WILSON, E O (1971) *The insect societies.* The Belknap Press of Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 584 pp.

11. BLUM, M S; BRAND, J M (1972) Social insect pheromones: their chemistry and function. *American Zoologist* 12(3): 553–576.

12. SCHMIDT, J O; SLESSOR, K N; WINSTON, M L (1993) Roles of Nasonov and queen pheromones in attraction of honeybee swarms. *Naturwissenschaften* 80: 573–575.

13. BRADSHAW, J W S; BAKER, R; HOWSE, P E (1975) Multicomponent alarm pheromones of the African weaver ant. *Nature, London* 258: 230–231.

14. BRADSHAW, J W S; BAKER, R; HOWSE, P E (1979) Multicomponent alarm pheromones in the mandibular glands of major workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda. Physiological Entomology* 4(1): 15–25.

82. JUNGMANN, R; ROTHE, U; NACHTIGALL, W (1989) Flight of the honey bee I. Thorax surface temperature and thermoregulation during tethered flight. *Journal of Comparative Physiology, B* 158: 711–718.

83. FELLER, P; NACHTIGALL, W (1989) Flight of the honeybee II. Inner- and surface thorax temperatures and energetic criteria, correlated to flight parameters. *Journal of Comparative Physiology, B* 158: 719–727.

84. HEINRICH, B (1980) Mechanisms of body temperature regulation in honeybees, *Apis mellifera* II. Regulation of thoracic temperature at high air temperatures. *Journal of Experimental Biology* 85: 73–87.

85. HEINRICH, B (1979) *Bumble bee economics.* Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 246 pp.

86. WOLF, T J; SCHMID-HEMPEL, P; ELLINGTON, C P; STEVENSON, R D (1989) Physiological correlates of foraging efforts in honey-bees: oxygen consumption and nectar load. *Functional Ecology* 3: 417–424.

87. HEINRICH, B (1975) Thermoregulation in bumble bees II. Energetics of warm-up and free flight. *Journal of Comparative Physiology, B* 96: 155–166.

88. MARDEN, J H (1987) Maximum lift production during take-off in flying animals. *Journal of Experimental Biology* 130: 235–258.

89. CHAI, P; CHEN, J S C; DUDLEY, R (1997) Transient hovering performance of hummingbirds under conditions of maximal loading. *Journal of Experimental Biology* 200: 921–929.

الفصل الثامن : الغدد

1. ECKERT, R; RANDALL, D; AUGUSTINE, G (1988) *Animal physiology, mechanisms and adaptations.* W H Freeman and Co.; New York, USA; 683 pp (3rd edition).

2. GULLAN, P J; CRANSTON, P S (1994) *The insects: an outline of entomology.* Blackwell Science Ltd; Oxford, UK; 470 pp.

15. FREE, J B (1987) *Pheromones of social bees.* Chapman and Hall; London, UK; 218 pp.

16. SNODGRASS, R E (1956) *The anatomy of the honey bee.* Comstock Publishing Associates and Cornell University Press; Ithaca, NY, USA; 334 pp.

17. VECCHI, M A (1960) The scent gland of *Apis mellifica* L. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Universita degli Studi Bologna* 24: 53–66.

18. CASSIER, P; LENSKY, Y (1994) The Nassanov gland of the workers of the honey bee (*Apis mellifera* L.): ultrastructure and behavioral function of the terpenoid and protein components. *Journal of Insect Physiology* 40(7): 577–584.

19. PICKETT, J A; WILLIAMS, I H; MARTIN, A P; SMITH, M C (1980) Nasonov pheromone of the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) Part I. Chemical characterization. *Journal of Chemical Ecology* 6(2): 425–434.

20. BOCH, R; SHEARER, D A (1963) Production of geraniol by honey bees of various ages. *Journal of Insect Physiology* 9: 431–434.

21. PICKETT, J A; WILLIAMS, I H; SMITH, M C; MARTIN, A P (1981) Nasonov pheromone of the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) Part III. Regulation of pheromone composition and production. *Journal of Chemical Ecology* 7(3): 543–554.

22. WILLIAMS, I H; PICKETT, J A; MARTIN, A P (1981) Nasonov pheromone of the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) Part II. Bioassay of the components using foragers. *Journal of Chemical Ecology* 7(2): 225–237.

23. WINSTON, M L (1987) *Biology of the honey bee.* Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 281 pp.

24. FERGUSON, A W; FREE, J B (1981) Factors determining the release of Nasonov pheromone by honeybees at the hive entrance. *Physiological Entomology* 6(1): 15–19.

25. FREE, J B; WILLIAMS, I H (1970) Exposure of Nasonov gland by honeybees (*Apis mellifera*) collecting water. *Behaviour* 37: 286–290.

26. FREE, J B; WILLIAMS, I H (1983) Scent-marking of flowers by honeybees. *Journal of Apicultural Research* 22(2): 86–90.

27. BUTLER, C G; FLETCHER, D J C; WALTER, D (1969) Nest-entrance marking with pheromones by the honeybee, *Apis mellifera* L., and a wasp, *Vespula vulgaris* L. *Animal Behaviour* 17: 142–147.

28. LENSKY, Y; SLABEZKI, Y (1981) The inhibiting effect of the queen bee (*Apis mellifera* L.) foot-print pheromone on the construction of swarming queen cups. *Journal of Insect Physiology* 27(5): 313–323.

29. ARNHART, L (1923) Das Krallenglied der Honigbiene. *Archiv für Bienenkunde* 5: 37–86.

30. LENSKY, Y; CASSIER, P; FINKEL, A; DELORME-JOULIE, C; LEVINSOHN, M (1985) The fine structure of the tarsal glands of the honeybee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera). *Cell and Tissue Research* 240: 153–158.

31. CHAUVIN, R (1962) Sur l'épagine et sur les glandes tarsales d'Arnhart. *Insectes Sociaux* 9: 1–5.

32. ZUPKO, K; SKLAN, D; LENSKY, Y (1993) Proteins of the honeybee (*Apis mellifera* L.) body surface and exocrine gland secretions. *Journal of Insect Physiology* 39(1): 41–46.

33. LENSKY, Y; CASSIER, P; FINKEL, A; TEESHBEE, A; SCHLENGER, R; DELORME-JOULIE, C; LEVINSOHN, M (1984) Les glandes tarsales de l'abeille mellifique (*Apis mellifera* L.) reines, ouvrières et faux-bourdons (Hymenoptera, Apidae). II. Role biologique. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 6: 165–175.

34. LENSKY, Y; FINKEL, A; CASSIER, P; TEESHBEE, A (1987) [The tarsal glands of honeybees (*Apis mellifera* L.) queens, workers and drones — chemical characterization of footprint secretions.] *Honeybee Science* 8(3): 97–102 (in Japanese).

الفصل التاسع : حماية الطائفة

1. WINSTON, M L (1987) *The biology of the honey bee*. Harvard University Press; Cambridge, USA; 281 pp.

2. COLLINS, A M; RINDERER, T E; TUCKER, K W; SYLVESTER, H A; LOCKETT, J T (1980) A model of honeybee defensive behaviour. *Journal of Apicultural Research* 19(4): 224–231.

3. SHING, H; ERICKSON, E H (1982) Some ultrastructure of the honeybee (*Apis mellifera* L.) sting. *Apidologie* 13(3): 203–213.

4. SNODGRASS, R E (1956) *Anatomy of the honey bee*. Comstock Publishing Associates and Cornell University Press; Ithaca, NY, USA; 334 pp.

5. RIETSCHEL, F (1937) Bau und Funktion des Wehrstachels der staatendbilden Bienen und Wespen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 33: 313–357.

6. SCHMIDT, J O (1982) Biochemistry of insect venoms. *Annual Review Entomology* 27: 339–368.

7. RICHES, H R C (1982) Hypersensitivity to bee venom. *Bee World* 63(1): 7–22.

8. OGAWA, H; KAWAKAMI, Z; YAMAGUCHI, T (1995) Motor pattern of the stinging response in the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology* 198(1): 39–47.

9. HERMANN, H R; DOUGLAS, M E (1976) Comparative survey of the sensory structures on the sting and ovipositor of hymenopterous insects. *Journal of the Georgia Entomological Society* 11(3): 223–239.

10. BLUM, M S (1992) Honey bee pheromones. *In* Graham, J M (ed.) *The hive and the honey bee*. Dadant and Sons; Hamilton, IL, USA; pp 373–400.

11. BOCH, R; SHEARER, D A; STONE, B C (1962) Identification of iso-amyl acetate as an active component in the sting pheromone of the honey bee. *Nature, London* 195: 1018–1020.

12. GRANDPERRIN, D; CASSIER, P (1983) Anatomy and ultrastructure of the

35. GOULD, J L; GOULD, C G (1988) *The honey bee*. Scientific American Library; New York, USA; 239 pp.

36. HEPBURN, H R (1986) *Honeybees and wax*. Springer-Verlag; Heidelberg, Germany; 205 pp.

37. CASSIER, P; LENSKY, Y (1995) Ultrastructure of the wax gland complex and secretion of beeswax in the worker honey bee, *Apis mellifera* L. *Apidologie* 26(1): 17–26.

38. TULLOCH, A P (1980) Beeswax — composition and analysis. *Bee World* 61(2): 47–62.

39. LOCKE, M (1961) Pore canals and related structures in insect cuticle. *Journal of Biophysical and Biochemical Cytology* 10: 589–618.

40. KURSTJENS, S.P; McCLAIN, E; HEPBURN, H R (1990) The proteins of beeswax. *Naturwissenschaften* 77(1): 34–35.

41. SEELEY, T D (1995) *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Harvard University Press; Cambridge, MA, USA; 295 pp.

42. FRISCH, K VON (1974) *Animal architecture*. Harcourt Brace Jovanovich; New York, USA; 306 pp.

43. SEELEY, T D (1985) *Honeybee ecology. a study of adaptation in social life*. Princeton University Press; Princeton, NJ, USA; 210 pp.

44. GONTARSKI, H (1949) Über die Vertikalorientierung der Bienen beim Bau der Waben und bei der Anlage des Brutnestes. *Zeitscrift für Vergleichende Physiologie* 31: 652–670.

45. VANDENBERG, J D; MASSIE, D R; SHIMANUKI, H; PETERSON, J R; POSKEVICH, D M (1985) Survival, behaviour and comb construction by honey bees, *Apis mellifera*, in zero gravity aboard NASA Shuttle Mission, STS-13. *Apidologie* 16(4): 369–383.

46. MARTIN, H; LINDAUER, M (1966) Sinnesphysiogische Leistungen beim Wabenbau der Honigbiene. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 53: 372–404.

Koschewnikow's gland of the honey bee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 12(1): 25–42.

13. CASSIER, P; TEL-ZUR, D; LENSKY, Y (1994) The sting sheaths of honey bee workers (*Apis mellifera* L.): structure and alarm pheromone secretion. *Journal of Insect Physiology* 40(1): 23–32.

14. PICKETT, J A; WILLIAMS, I H; MARTIN, A P (1982) (*Z*)-11-eicosen-1-ol, an important new pheromonal component from the sting of the honey bee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Chemical Ecology* 8(1): 163–175.

15. GHENT, R L; GARY, N E (1962) A chemical alarm releaser in honey bee stings (*Apis mellifera* L.). *Psyche (Cambridge, Mass.)* 69(1): 1–6.

16. COLLINS, A M; BLUM, M S (1982) Bioassay of compounds derived from the honeybee sting. *Journal of Chemical Ecology* 8(2): 463–470.

17. COLLINS, A M; BLUM, M S (1983) Alarm responses caused by newly identified compounds derived from the honeybee sting. *Journal of Chemical Ecology* 9(1): 57–65.

18. VALLET, A; CASSIER, P; LENSKY, Y (1991) Ontogeny of the fine structure of the mandibular glands of the honeybee (*Apis mellifera* L.) workers and the pheromonal activity of 2-heptanone. *Journal of Insect Physiology* 37(11): 789–804.

19. FREE, J B (1987) *Pheromones of social bees.* Chapman and Hall; London, UK; 218 pp.

ثبت المصطلحات

أولاً: عربي - إنجليزي

المصطلحات المذكورة تخص أفراد طائفة النحل الثلاثة (الملكة - الشغالات - الذكور) إلا إذا وجد مصطلح معين يخص فرد بعينه فإنه ينوه عن ذلك بجانب هذا المصطلح

أ

أجزاء الفم(الجاليا)	Galea
الاتصال بالرقص	Dance Communication
الاتصال بين النحل	Communication between bees
الاتصال؛ الفرمونات	Communication; pheromones
أجزاء الفم	Mouthparts
أحد فرمونات الملكة	Hamulus
أحد مكونات سم النحل الهامة (ميليتي)	Mellitin
الإحساس بالوضع	Positional sense
إحساس ،	Sense
أحماض هيدروكسي ديسينويك	Hydroxydecenoic acids
إرجاع	Regurgitation
أرجل	Legs
ارشاد على الزهرة	Guide on flower
أزهار	flowers
استجابة بصرية حركية	Optomotor response
الاستعداد للطيران	Stall in flight
أشباه التربينات	Terpenoids
أعضاء الحس	Sense organs
أعضاء الحس	Sensillae
أعضاء حس	Proprioreceptors
أعضاء حس ذات القبوة	Campaniform
آفات	Peste
إفرازات من ، انظر الغدد المنفردة والهرمونات	Secretions from ، see entries for individual
إفرازات من ، من خلال الجليد	Secretion from ، egress through cuticle ،
إفرازات ، خاص بالغدد ، انظر الغدد والفرمونات	Individual glands and pheromones
الأكسجين في التنفس	Oxygen in respiration
أكياس هوائية	Air sacs
آلة	Apparatus
آلة اللسع	Sting
آلة حركية	Motor apparatus
آلة لسع	Sting apparatus
إنتاج	Production
إنتاج الصوت	Sound production
إنتقال نحل الخلية	Transfer to hive bees
انتيما (أحزمة عضلية)	Intima
إنذار	Alarm
إنزيم فوسفوليباز-أ	Phospholipase
إنزيم هيالورونيداز	Hyluronidase
أنواع النحل	Apis cerana/ dorsata/florae
اهتزازات إظهار	Vibration decetion
الأيض	Metabolism
أيض ، أكسجين	Metabolism ، oxygen
أيض ، طيران	Metabolism ، flight

ب

ببتيدات عصبية	Neuropeptides
بروتينات دهنية	Lipoproteins
بشري	Human
بصمة الرائحة، انظر الفرمونات	Scent marking، see pheromones:
البصمة الغذائية / ناسونوف	Footprint/trail، Nasonov
بصمة القدم	Footprint
بصمة غذائية	Footprint/ trail
بصيلة	Bulb
بطن	Abdomen
بقرن الاستشعار	Antennal
البقعة الجناحية	Pterostigma
بلعوم	Pharynx
بناء	Building
بين عقلي	Intersegmental

ت

التأثيرات على النحل	Effect of bees
التاجماتا	Tagmata
تبادل	Exchange
تجنيد	Recruitment
تجويف العش	Nest cayity
تجويف قبل فمي	Preoral cavity
تحت البلعوم	Hypopharyngeal
تحت البلعوم	Hypopharynx
تحت بلعومية	Hypopharyngeal
تحديد اتجاه الشمس	Sun navigation by
تحديد الرؤية في العين	Spatial resolution in eye
التحكم الجسمي	Control of body
تخزين في الجسم	Storage in body
تخزين في الخلية/ في العش	Stores in hive/ nest
التداخل بالشغالات	Interaction with workers
التداخل مع الملكة	Interaction with queen
تدفق هوائي - إظهار	Airflow detection of
التذوق	Tasting
تربية	Rearing
التربية، تثبيط	Rearing، inhibition of
ترددات ضربات الجناح	Beat frequency
تركيب الصفحة الظهرية الصدرية	Notal suture
تزاوج	Coupling
تزجيه/تعلَم	Orientation/ learning
التصلب	Sclerotization
التطريد	Swarming
تعلَم	Learning
التغذية	Nutrition
التغذية	Feeding
تغذية	Nutrition،
التغليظات العضلية	Taenidium
التغير في الكثافة الضوئية، إظهار ذلك	Light intensity change ، detection of
تفرعات شجيرية	Dendrites
تقييم	Evolution
تكوين	Composition
تكوين/ مواصفات	Composition/ properties
التلامس بين النحل بقرون الاستشعار	Antennal contact between bees
تلقيح	Mating
تلقيح زهري	Pollination
تلوين	Pigment:
التمدد والطي	Flexing/ folding
تمفصل	Articulation
تناول الطعام	Ingestion
تنظيم	Pattern recognition
تنظيم	Regulation of،
التنظيم الحراري	Thermoregulation

تنعيم الصوت	Sound perception
التنفس	Respiration
تنقية شعرية	Hairs filtering
التهوية	Fanning
تهوية ، خاصة بالبطن	Ventilation ،abdominal
التهوية بالأجنحة	Fanning with wings
التوجيه	Navigation
توجيه	Orientation
توجيه / طيران للتعلم	Orientation / learing flight
التوجيه أثناء الطيران	Thrust in flight
توجيه ضوئي	Phototaxis
التوضيح الوقتي للعين	Temporal resolution of eye

ث

ثاني أكسيد الكربون	Carbon
ثبات	Constancy
ثبات	Stability
ثغر تنفسي	Spiracle
ثقب/ثقوب	Pore/pores
ثنية عرقية في الجناح	Vannal fold in wing

ج

الجاذبية	Gravity، perception
الجبهه	Frons
(جزء في الرجل) ساق	Tibia
(جزء من أجزاء الفم) لاسينيا	Lacinia
الجزع القصبي	Tracheal trunk
الجلوسا (جار اللسين) / (الباراجلوسا) اللسين	Glossa/ paraglossa
الجليد	Cuticle
الجليد الظهري	Tergum
جليد بطني	Sternum
جمع	Collection
جمع الماء	Water collection
جناح/أجنحة	Wing/ wings
جنس/تلقيح	Six / mating
الجنس/فرمون التلقيح أو التزاوج	Sex/mating pheromone
جهاز عصبي	Nervous system
الجيرانيول	Geraniol

ح

حاجز	Phargma
حاسة الشم	Olfactory
حبة لقاح	Pollen
حبيبات	Granules
حبيبات ملونة بصرية	Visual pigment
الحجم/ المساحة	Size/area
الحرارة	Temperature:
حراشيف	Scales
الحرقفة	Coax
الحركة	Locomotion
الحركة	Motion
الحركة	Movement
الحساسية لسم النحل	Allergy to venom
الحساسية للطيف	Spectral sensitivity
الحضنة	Brood
حلم الآكارين	Acarapis Woodi
حلم القصبات الهوائية	Tracheal mite
حلمة	Papilla
حمض اكسي دسينويك	Oxydecenoic acid
الحمل	Loading
الحوصلة ، معدة العسل	Crop، honey sac

خ

خد	Gena
خرطوم أجزاء الفم اللاعق	Ligula
الخصر	Propodeum
خلات أيزوبنتيل	Isopenteyl acetate
خلايا	Cell

خلايا الجسم الدهني	Fat body cells
خلايا القناة	duct cell
خلايا بصرية	Visual cells
خلايا خمرية	Oenocyte cells
خلايا طلائية	Epithelial cells
خلية متصلبة	Scolopale cell
خلية مغلفة	Sheath cell
خلية من خلايا القصبة الهوائية	Tracheoblast
(الخمائر) لأنزيمات	Enzymes
خملات دقيقة	Microvilli

د

درقة	Clypeus
الدسموسوم	Desmosomes
الدفاع عن الطائفة	Defence of colony
(الدم في الحشرات) الهيمولمف	Haemolymph،
الدورة	Rotation
دورة اللعق	Licking cycle
الديناميكية الهوائية	Aerodynamics
الديناميكية الهوائية	Drag(aerodynamic)

ذ

ذاكرة	Memory
الذكر	Drone

ر

الرؤية	visual
الرؤية/ تدفق بصري	Visual / optical flow
رؤية، في البشر	Vision، human
الرائحة	Odour / fragrance
رائحة/مواد متطايرة	Odour/ volatiles
رأس/جسم	Head/body
رباط / تمفصل	Joint / articulation
رجل	Leg
رحيق	Nectar
الرحيق/ العسل	nectar/hony
الرستيللم	Rastellum
الرسغ	Tarsal
رسغ	Tarsus
الرفرفة	Flapping
الرفع	Lift
الريبوسوم	Ribpsomes
ريح	wind compensation

ز

الزائدة	Furcula
الزمن ، الإحساس به	Time، sense of
زهرة	Flower:

س

سرعة	Speed
السروح	Foraging
السروح لجمع حبوب اللقاح	Foraging for pollen
السكريات	Sugars
سلة حبوب اللقاح	Corbicula (pollen basket)
سلة، انظر سلة حبوب اللقاح	Basket، see corbicula
سم	Venom
سن أو عمر	Age
سيالات عصبية	Nerve impulses

ش

الشبكية	Retina
الشبكية، خلايا الشبكية	Retinal/retinula cells
الشعيرات	hairs

شعيرات حسية	Setae
شعيرات على	Hairs on;
شعيري	Setaceous
شعيرية لمس على قرن الاستشعار	Tactile sense of antenna
الشغالة	Worker
الشفة السفلى	Labial
شفة سفلى	Labium
شفة عليا	Labrum
الشفية	Flabellum/ labellum
شفية	Labllum ، see flabellum
الشم/ المستقبلا الشمية	Olfaction/ olfactory receptors
شم ، احساس	Smell، sense of
الشمس ، الاتجاه، في الرقصات	Sun، direction of، in dances
شمع	Wax
شمع النحل	Beeswax

ص

صدر	Thorax
الصدر المجنح	Pterthorax
الصفائح الجليدية	Sclerotes
صفائح شعرية	Hair plates
الصفحة العلوية الصدرية الخلفية	Metanotum
الصفحة العلوية الصدرية الوسطى	Mesonotum
الصغط	Pressure
الصفيحة الخلفية	Sternal apophyses
الصفيحة الظهرية الصدرية	Notum
الصفيحة الظهرية الصدرية الأمامية	Pronotum
الصفيحة الوسطي	Mesosutellum
الصفيحة الوسطى الأساسية	Mesosutum
صفيحة جليدية بطنية	Sternite / sternal plate
صفيحة جليدية ظهرية	Tergite/tergal plate
صفيحة خارجية	Scutum
صفيحة خارجية ثانوية	Scutellum
صفيحة فمية	Lorum
صفيحة فوق البلورا	Epipleurite
صفيحة مخلبية مدورة	Ungultractor plate
الصليبة	Cristae
(صمغ العسل) البروبولس	Propolis
الصوت	Flagellum

ض

ضغط	Press
الضلع/ العرق الضلعي	Costa/costal vein
(ضمن أجزاء الفم) الخرطوم	Proboscis
ضوء فوق بنفسجي ،	Ultraviolet light
ضوء مستقطب، أو اظهار	Polarized light، detection

ط

طائفة	Colony
طاقة	Energy;
(الطبقة الجرثومية (الخارجية) إكتودرم	Ectoderm
طبقة فوق الجليد	Epicuticle
طولي	Longitudinal
الطيران	Flight
الطيران الكانس	Hovering flight
طيران/ جناح	Flight/ wing

ع

عدسة الوحدة العينية	Facet/ ommatidial lens
عدسة الوحدة العينية	Ommatidial lens
عدسة ، عينية بسيطة	Lens، ocellar

عدسة، خاص بالوحدة العينية	Lens، ommatidial
عذراء	Pupa
عذق	Scape
عروق/ التعريق	Veins/venation
عسل	Honey
العضلات	Muscles
عضلات الآلة	Apparatus muscles
عضو جونسون	Johnston's organ
عضو حس	Sensilla
عقدة عصبية /عقد عصبية	Ganglion/ganglia
عقدة عصبية بصرية	Optic ganglion
عقل قرن الاستشعار	Annulus
عقلة رسغية	Tarsal gland
عقله من عقل الرسغ	Tarsomere
العمود الظهرى	Dorsal rim
(عنق) رقبة	Neck
عين	eye
العين البسيطة الظهرية	Dorsal ocellus
العين المركبة	Compound eye
العين المركبة/ العين البسيطة	Compound eye/ ocellus
عين بسيطة	Ocellus
عين مركبة / عين بسيطة	Compound eye/ ocellus
عين، انظر العين المركب والعين البسيطة	Eye، see compound eye; ocellus
العيون البسيطة	Ocellar

غ

غدة	Gland
غدة	Nasonov
(غدة الرسغ) غدة أرنهارت	Arnhart's gland
غدة الشفة السفلى	Labial gland
غدة الفك السفلي	Maxillary gland
غدة الفك العلوي، تحت موضوع الغدد	Mandibular gland، see entry under glands
غدة تحت بلعومية	Hypopharyngeal gland
غدة ديفور	Dufour's gland
غدة صماء/ غدة قنوية (غير صماء)	Endocrine/ exocrine
غدة كوشيفنيكوف	Koschevnikov's gland
غدة لعابية	Salivary gland
غدة ناسونوف	Nasonov's glands
غدة/غدد	Gland/glands
الغدد والفرمونات	Glands and pheromones
غذاء	Food
غرفة	Chamber
غشاء	Membrane
غشاء البلورة للعقلة الخلفية	Metapleuron
(غشاء بين الإسترنات والترجات) بلورون	Pleuron/pleura
غلاف	shaft
غلاف	Sheath

ف

الفخذ	Femur
فراغ قناة الغدة	Lumen of gland duct
فرشاه	Brush
فرمون	Pheromone
فرمون البحث عن الغذاء، انظر البصمة الغذائية	Pheromone
فرمون من فرمونات الملكة	9-ODA
فرمون ناسونوف	Nasonov pheromone،
الفرمونات	pheromones
فرمونات منذرة	Alarm pheromones

Pheromones ، general	فرمونات، عام
Optic lobe	فص بصري
Water loss prevention	فقد الماء
Axillary	الفك السفلي
Maxilla	الفك السفلي
Maxillary	الفك السفلي
Mandibular	الفك العلوي
Mandible	فك علوي
Episternum	فوق الإسترنة
Mesepisternum	فوق الاسترنة الوسطى
Epipharynx	فوق البلعوم
Epimeron	فوق الميرون
Mesepimeron	فوق الميرون الأوسط
Basitarsus	قاعدة الرسغ

ق

Foot	قدم
Comb	قرص
Antenna	قرن الاستشعار
Pedicel	(قرن الاستشعار) الأصل
Iris	القزحية
Trachea	قصبا هوائية
Tracheole	قصيبة هوائية
Stylet	القلم
Vertex	القمة
Canal	قناة
Duct/ duct cells	قناة / خلايا القناة
Canals	قنوات

ك

Cardo/cardin	الكاردو
Hovering	كنس
Sac	كيس
Allelochemicals	الكيميائيات الآلية

ل

Tongue	اللسان
Saliva	لعاب
Salivary	لعابي
flight	للطيران
Metochondria	لميتوكوندريا (الأجسام السبحية)
Colour	لون
Myofibrils	لويفات عضلية
Elasticity/flexibility	الليونة/المرونة

م

Postmentum	مؤخر الذقن
Substance	مادة
Pol area of eye	مجال الرؤية
Motor	محرك
Brain	المخ
Crystalline cone	المخروط البلوري
Reservoir	مخزن
Claw (ungue)	مخلب
Ungue/claw	مخلب
Trochanter	المدور
Oesophagus	مرئ
Mirror	مرآه
Volatile compounds	مركبات متطايرة
Thoracic motor center	مركز الحركة في الصدر
Distance	مسافة
Distance /range estimation	المسافة/ تقدير المدى
Photoreceptor	مستقبل ضوئي
Receptors	مستقبلات
Taste receptors	مستقبلات التذوق
Strech receptors	مستقبلات التمدد

مستقبلات الجاذبية، الثدييات	Gravity receptors، mammals
مستقبلات الحرارة	Temperature receptors
مستقبلات الرطوبة	Humidity receptors
المستقبلات الكيميائية بالملامسة	Contact Chemoreceptors
المستقبلات الكيميائية، رقص	Chemoreceptors; dance
المستقبلات الميكانيكية	Mechanoreceptors
مستقبلات ضوئية	Photoreceptors
معدة العسل	Honey sac
معدل استهلاك الأكسجين	Oxygen consumption rate
مفترسات	Predators
مقدم الذقن	Prementum
مقدم الرسغ	Pretarsus
ملكة	Queen
ملمس شفوي	Labial palp
من أعضاء الحس	Ampullaceal
من أعضاء الحس	Basiconic
من أعضاء الحس	Chaetica
من أعضاء الحس	Coelocapitular
من أعضاء الحس	Coeloconic
من أعضاء الحس	Placoid
من أعضاء الحس	Tricoid
من أنواع التوجيه	Trophallaxis
من أنواع النحل	Scout bees
(من مكونات الجليد) الكيتين	Chitin
منبهات كيميائية	Semiochemicals
منظف قرن الاستشعار	Antenna cleaner
مواد نباتية طيارة	Plant volatiles
موصلات	Septate junction
المولد المركزي	Central pattern generator

ن

ناسونوف	Nasonov
نباتية	planta
النحل الحارس	Guard bees
النحل السارح	Foragers
النحل الطنان	Bumble bee
ندوة عسلية	Honeydew
نظام حركي	Motor system
النقرة	Fossa
نيرون (خلية عصبية)	Neurons

هـ

الهرمونات	Hormones
هستامين	Histamine
هيكل	Skeleton
هيكل الثبات الرطوبي	Hydrostatic skeleton
هيكل خارجي	Exoskeleton

الوحدة العينية	Ommatidium
وحدة بولية	Glomeruli
وسادة الرجل	Arolium
وسادة فوق بلعومية	Epipharyngeal pad
وضع البيض	Egg laying

ي

يرقة	Larva
يوبح	Petiole

ثانياً: إنجليزي - عربي

A

9-ODA	فرمون من فرمونات الملكة
Abdomen	بطن
Acarapis Woodi	حلم الآكارين
Aerodynamics	الديناميكية الهوائية
Age	سن أو عمر
Air sacs	أكياس هوائية
Airflow detection of	تدفق هوائي – إظهار
Alarm	إنذار
Alarm pheromones	فرمونات منذرة
Allelochemicals	الكيميائيات الآلية
Allergy to venom	الحساسية لسم النحل
Ampullaceal	من أعضاء الحس
Annulus	عقل قرن الاستشعار
Antenna	قرن الاستشعار
Antenna cleaner	منظف قرن الاستشعار
Antennal	بقرن الاستشعار
Antennal contact between bees	التلامس بين النحل بقرون الاستشعار
Apis cerana/dorsata/ florae	أنواع النحل
Apparatus	آلة
Apparatus muscles	عضلات الآلة
Arnhart's gland	(غدة الرسغ) غدة أرنهارت
Arolium	وسادة الرجل
Articulation	تمفصل
Axillary	الفك السفلي

B

Basiconic	من أعضاء الحس
Basitarsus	قاعدة الرسغ
Basket,see corbicula	سلة ، انظر سلة حبوب اللقاح
Beat frequency	ترددات ضربات الجناح
Beeswax	شمع النحل
Brain	المخ
Brood	الحضنة
Brush	فرشاه
Building	بناء
Bulb	بصيلة
Bumble bee	النحل الطنان

C

Campaniform	أعضاء حس ذات القبوة
Canal	قناة
Canals	قنوات
Carbon	ثاني أكسيد الكربون
Cardo/cardin	الكاردو
Cell	خلايا
Central pattern generator	المولد المركزي
Chaetica	من أعضاء الحس
Chamber	غرفة
Chemoreceptors; dance	المستقبلات الكيميائية ، رقص
Chitin	من مكونات الجليد(الكيتين)
Claw (ungue)	مخلب
Clypeus	درقة

الحرقفة	Coax
من أعضاء الحس	Coelocapitular
من أعضاء الحس	Coeloconic
جمع	Collection
طائفة	Colony
لون	Colour
قرص	Comb
الاتصال بين النحل	Communication between bees
الاتصال؛ الفرمونات	Communication; pheromones
تكوين	Composition
تكوين/ مواصفات	Composition/ properties
العين المركبة	Compound eye
العين المركبة/ العين البسيطة	Compound eye/ ocellus
عين مركبة / عين بسيطة	Compound eye/ ocellus
ثبات	Constancy
المستقبلات الكيميائية بالملامسة	Contact Chemoreceptors
التحكم الجسمي	Control of body
سلة حبوب اللقاح	Corbicula (pollen basket)
الضلع/ العرق الضلعي	Costa/costal vein
تزاوج	Coupling
الصلبية	Cristae
الحوصلة، معدة العسل	Crop, honey sac
المخروط البلوري	Crystalline cone
الجليد	Cuticle

D

الاتصال بالرقص	Dance Communication
الدفاع عن الطائفة	Defence of colony
تفرعات شجيرية	Dendrites
الدسموسوم	Desmosomes
مسافة	Distance
المسافة/ تقدير المدى	Distance /range estimation
العين البسيطة الظهرية	Dorsal ocellus
العمود الظهرى	Dorsal rim
الديناميكية الهوائية	Drag(aerodynamic)
الذكر	Drone
خلايا القناة	duct cell
قناة /خلايا القناة	Duct/ duct cells
غدة ديفور	Dufour's gland

E

(الطبقة الجرثومية الخارجية) إكتودرم	Ectoderm
التأثيرات على النحل	Effect of bees
وضع البيض	Egg laying
الليونة/المرونة	Elasticity/flexibility
غدة صماء/ غدة قنوية (غير صماء)	Endocrine/ exocrine
طاقة	Energy
(الخمائر) الأنزيمات	Enzymes
طبقة فوق الجليد	Epicuticle
فوق الميرون	Epimeron
وسادة فوق بلعومية	Epipharyngeal pad
فوق البلعوم	Epipharynx
صفيحة فوق البلورا	Epipleurite
فوق الإسترنة	Episternum
خلايا طلائية	Epithelial cells
تقييم	Evolution
تبادل	Exchange, see trophallaxis
هيكل خارجي	Exoskeleton
عين	Eye
عين، انظر العين المركب والعين البسيطة	Eye, see compound eye; ocellus

F

Facet/ ommatidial lens	عدسة الوحدة العينية
Fanning	التهوية
Fanning with wings	التهوية بالأجنحة
Fat body cells	خلايا الجسم الدهني
Feeding	التغذية
Femur	الفخذ
Flabellum/ labellum	الشفية
Flagellum	الصوت
Flapping	الرفرفة
Flexing/ folding	التمدد والطي
Flight	الطيران
flight	للطيران
Flight/ wing	طيران/ جناح
Flower:	زهرة
flowers	أزهار
Food	غذاء
Foot	قدم
Footprint	بصمة القدم
Footprint/ trail	بصمة غذائية
Footprint/trail, Nasonov	البصمة الغذائية / ناسونوف
Foragers	النحل السارح
Foraging	السروح
Foraging for pollen	السروح لجمع حبوب اللقاح
Fossa	النقرة
Frons	الجبهه
Furcula	الزائدة

G

Galea	(من أجزاء الفم) الجاليا
Ganglion/ganglia	عقدة عصبية / عقد عصبية
Gena	خد
Geraniol	الجيرانيول
Gland	غدة
Gland/glands	غدة/ غدد
Glands and pheromones	الغدد والفرمونات
Glomeruli	وحدة بولية
Glossa/ paraglossa	الجلوسا (جار اللسين) / الباراجلوسا (اللسين)
Granules	حبيبات
Gravity receptors, mammals	مستقبلات الجاذبية، الثدييات
Gravity, perception of,60-9,182-3	الجاذبية
Guard bees	النحل الحارس
Guide on flower	ارشاد على الزهرة

H

Haemolymph	(الدم في الحشرات) الهيمولمف
Hair plates	صفائح شعرية
hairs	الشعيرات
Hairs filtering	تنقية شعرية
Hairs on;	شعيرات على
Hamulus	أحد فرمونات الملكة
Head/body	رأس/ جسم
Histamine	هستامين
Honey	عسل
Honey sac	معدة العسل
Honeydew	ندوة عسلية
Hormones	الهرمونات
Hovering	كنس
Hovering flight	الطيران الكانس
Human	بشري
Humidity receptors	مستقبلات الرطوبة
Hydrostatic skeleton	هيكل الثبات الرطوبي
Hydroxydecenoic acids	أحماض هيدروكسي ديسينويك
Hyluronidase	إنزيم هيالورونيداز
Hypopharyngeal	تحت البلعوم

Hypopharyngeal	تحت بلعومية
Hypopharyngeal gland	غدة تحت بلعومية
Hypopharynx	تحت البلعوم

I

Individual glands and pheromones	إفرازات، خاص بالغدد، انظر الغدد والفرمونات
Ingestion	تناول الطعام
Interaction with queen	التداخل مع الملكة
Interaction with workers	التداخل بالشغالات
Intersegmental	بين عقلي
Intima	انتيما (أحزمة عضلية)
Iris	القزحية
Isopenteyl acetate	خلات أيزوبنتيل

J

Johnston's organ	عضو جونسون
Joint / articulation	رباط / تمفصل

K

Koschevnikov's gland	غدة كوشيفنيكوف

L

Labial	الشفة السفلى
Labial gland	غدة الشفة السفلى
Labial palp	ملمس شفوي
Labium	شفة سفلى
Labllum , see flabellum	شفية
Labrum	شفة عليا
Lacinia	(جزء من أجزاء الفم) لاسينيا
Larva	يرقة
Learning	تعلَم
Leg	رجل
Legs	أرجل
Lens, ocellar	عدسة، عينية بسيطة
Lens, ommatidial	عدسة، خاص بالوحدة العينية
Licking cycle	دورة اللعق
Lift	الرفع
Light intensity change , detection of	التغير في الكثافة الضوئية، إظهار ذلك
Ligula	خرطوم أجزاء الفم اللاعق
Lipoproteins	بروتينات دهنية
Loading	الحمل
Locomotion	الحركة
Longitudinal	طولي
Lorum	صفيحة فمية
Lumen of gland duct	فراغ قناة الغدة

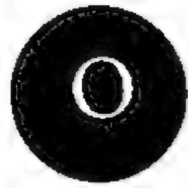
M

Mandible	فك علوي
Mandibular	الفك العلوي
Mandibular gland	غدة الفك العلوي
Mating	تلقيح
Maxilla	الفك السفلي
Maxillary	الفك السفلي
Maxillary gland	غدة الفك السفلي
Mechanoreceptors	المستقبلات الميكانيكية
Mellitin	أحد مكونات سم النحل الهامة (ميليتي)
Membrane	غشاء
Memory	ذاكرة
Mesepimeron	فوق الميرون الأوسط
Mesepisternum	فوق الاسترنة الوسطى

Mesonotum	الصفحة العلوية الصدرية الوسطى
Mesosutellum	الصفيحة الوسطي
Mesosutum	الصفيحة الوسطى الأساسية
Metabolism	الأيض
Metabolism, flight	أيض، طيران
Metabolism, oxygen	أيض، أكسجين
Metanotum	الصفحة العلوية الصدرية الخلفية
Metapleuron	غشاء البلورة للعقلة الخلفية
Metochondria	لميتوكوندريا (الأجسام السبحية)
Microvilli	خملات دقيقة
Mirror	مرآه
Motion	الحركة
Motor	محرك
Motor apparatus	آلة حركية
Motor system	نظام حركي
Mouthparts	أجزاء الفم
Movement	الحركة
Muscles	العضلات
Myofibrils	لويفات عضلية

N

Nasonov	غدة
Nasonov	ناسونوف
Nasonov pheromone,	فرمون ناسونوف
Nasonov's glands	غدة ناسونوف
Navigation	التوجيه
Neck	(عنق) رقبة
Nectar	رحيق
Nectar/hony	الرحيق/ العسل
Nerve impulses	سيالات عصبية
Nervous system	جهاز عصبي
Nest cayity	تجويف العش
Neurons	نيرون (خلية عصبية)
Neuropeptides	ببتيدات عصبية
Notal suture	تركيب الصفحة الظهرية الصدرية
Notum	الصفيحة الظهرية الصدرية
Nutrition	اتغذية
Nutrition،	تغذية



Ocellar	العيون البسيطة
Ocellus	عين بسيطة
Odour / fragrance	الرائحة
Odour/ volatiles	رائحة/مواد متطايرة
Oenocyte cells	خلايا خمرية
Oesophagus	مرئ
Olfaction/ olfactory receptors	الشم/ المستقبلا الشمية
Olfactory	حاسة الشم
Ommatidial lens	عدسة الوحدة العينية
Ommatidium	الوحدة العينية
Optic ganglion	عقدة عصبية بصرية
Optic lobe	فص بصري
Optomotor response	استجابة بصرية حركية
Orientation	توجيه
Orientation / learing flight	توجيه / طيران للتعلم
Orientation/ learning	تزجيه/تعلَم
Oxydecenoic acid	حمض اكسي دسينويك
Oxygen consumption rate	معدل استهلاك الأكسجين
Oxygen in respiration	الأكسجين في التنفس

P

Papilla	حلمة
Pattern recognition	تنظيم
Pedicel	(قرن الاستشعار) الأصل
Peste	آفات
Petiole	يوبح
Phargma	حاجز
Pharynx	بلعوم
Pheromone	فرمون
Pheromone	فرمون البحث عن الغذاء، انظر البصمة الغذائية
pheromones	الفرمونات
Pheromones, general	فرمونات، عام
Phospholipase	إنزيم فوسفوليباز-أ
Photoreceptor	مستقبل ضوئي
Photoreceptors	مستقبلات ضوئية
Phototaxis	توجيه ضوئي
Pigment:	تلوين
Placoid	من أعضاء الحس
Plant volatiles	مواد نباتية طيارة
planta	نباتية
Pleuron/pleura	غشاء بين الإسترنات والترجات (بلورون)
Pol area of eye	مجال الرؤية
Polarized light, detection of	ضوء مستقطب، أو اظهار
Pollen	حبة لقاح
Pollination	تلقيح زهري
Pore/pores	ثقب/ثقوب
Positional sense	الإحساس بالوضع
Postmentum	مؤخر الذقن
Predators	مفترسات
Prementum	مقدم الذقن
Preoral cavity	تجويف قبل فمي
Press	ضغط
Pressure	الصفط
Pretarsus	مقدم الرسغ
Proboscis	(ضمن أجزاء الفم) الخرطوم
Production	إنتاج
Pronotum	الصفيحة الظهرية الصدرية الأمامية
Propodeum	الخصر
Propolis	(صمغ العسل) البروبولس
Proprioreceptors	أعضاء حس
Pterostigma	البقعة الجناحية
Pterthorax	الصدر المجنح
Pupa	عذراء

Q

Queen	ملكة

R

Rastellum	الرستيللم
Rearing	تربية
Rearing, inhibition of	التربية، تثبيط
Receptors	مستقبلات
Recruitment	تجنيد
Regulation of,	تنظيم
Regurgitation	إرجاع
Reservoir	مخزن
Respiration	التنفس
Retina	الشبكية
Retinal/retinula cells	الشبكية، خلايا الشبكية
Ribpsomes	الريبوسوم
Rotation	الدورة

S

Sac	كيس
Saliva	لعاب

Salivary	لعابي
Salivary gland	غدة لعابية
Scales	حراشيف
Scape	عذق
Scent marking, see pheromones:	بصمة الرائحة، انظر الفرمونات
Sclerotes	الصفائح الجليدية
Sclerotization	التصلب
Scolopale cell	خلية متصلبة
Scout bees	من أنواع النحل
Scutellum	صفيحة خارجية ثانوية
Scutum	صفيحة خارجية
Secretion from, egress through cuticle,	إفرازات من، من خلال الجليد
Secretions	إفرازات
Semiochemicals	منبهات كيميائية
Sense organs	أعضاء الحس
Sense, see entries for individual senses	إحساس، انظر موضوع الأحاسيس
Sensilla	عضو حس
Sensillae	أعضاء الحس
Septate junction	موصلات
Setaceous	شعيري
Setae	شعيرات حسية
Sex/mating pheromone	الجنس/فرمون التلقيح أو التزاوج
shaft	غلاف
Sheath	غلاف
Sheath cell	خلية مغلفة
Six / mating	جنس/تلقيح
Size/area	الحجم/ المساحة
Skeleton	هيكل
Smell, sense of	شم، احساس
Sound perception	تنعيم الصوت
Sound production	إنتاج الصوت
Spatial resolution in eye	تحديد الرؤية في العين
Spectral sensitivity	الحساسية للطيف
Speed	سرعة
Spiracle	ثغر تنفسي
Stability	ثبات
Stall in flight	الاستعداد للطيران
Sternal apophyses	الصفيحة الخلفية
Sternite / sternal plate	صفيحة جليدية بطنية
Sternum	جليد بطني
Sting	آلة اللسع
Sting apparatus	آلة لسع
Storage in body	تخزين في الجسم
Stores in hive/ nest	تخزين في الخلية/ في العش
Strech receptors	مستقبلات التمدد
Stylet	القلم
Substance	مادة
Sugars	السكريات
Sun navigation by	تحديد اتجاه الشمس
Sun, direction of, in dances	الشمس، الاتجاه، في الرقصات
Swarming	التطريد

T

Tactile sense of antenna	شعيرية لمس على قرن الاستشعار
Taenidium	التغليظات العضلية
Tagmata	التاجماتا
Tarsal	الرسغ
Tarsal gland	عقلة رسغية
Tarsomere	عقله من عقل الرسغ
Tarsus	رسغ
Taste receptors	مستقبلات التذوق
Tasting	التذوق
Temperature receptors	مستقبلات الحرارة
Temperature:	الحرارة
Temporal resolution of eye	التوضيح الوقتي للعين

Tergite/tergal plate	صفيحة جليدية ظهرية
Tergum	الجليد الظهري
Terpenoids	أشباه التربينات
Thermoregulation	التنظيم الحراري
Thoracic motor center	مركز الحركة في الصدر
Thorax	صدر
Thrust in flight	التوجيه أثناء الطيران
Tibia	(جزء في الرجل) ساق
Time,sense of	الزمن ، الإحساس به
Tongue	اللسان
Trachea	قصبا هوائية
Tracheal mite	حلم القصبات الهوائية
Tracheal trunk	الجزع القصبي
Tracheoblast	خلية من خلايا القصبة الهوائية
Tracheole	قصيبة هوائية
Transfer to hive bees	إنتقال نحل الخلية
Tricoid	من أعضاء الحس
Trochanter	المدور
Trophallaxis	من أنواع التوجيه

U

Ultraviolet light	ضوء فوق بنفسجي
Ungue/claw	مخلب
Ungultractor plate	صفيحة مخلبية مدورة
Use of	استخدام

V

Vannal fold in wing	ثنية عرقية في الجناح
Veins/venation	عروق/ التعريق
Venom	سم
Ventilation,abdominal	تهوية ، خاصة بالبطن
Vertex	القمة
Vibration decetion	اهتزازات إظهار
Vision, human	رؤية، في البشر
visual	الرؤية
Visual / optical flow	الرؤية/ تدفق بصري
Visual cells	خلايا بصرية
Visual pigment	حبيبات ملونة بصرية
Volatile compounds	مركبات متطايرة

W

Water collection	جمع الماء
Water loss prevention	فقد الماء
Wax	شمع
wind compensation	ريح
Wing/ wings	جناح/أجنحة
Worker	الشغالة

كشاف الموضوعات



ليسلي ج. قودمان

٢٨ أغسطس ١٩٣١ - ٦ مارس ١٩٩٨

استوحت الدكتورة/ ليسلي ج. قودمان من مدرسيها أثناء دراستها في المرحلة الثانوية فكرة أن تكون عالمة باحثة في المستقبل، وفي عام ١٩٥٠م التحقت بكلية جيرتون بجامعة كمبردج لدراسة علم الحيوان. بعد كمبردج، انتقلت إلى جامعة ليفربول حيث استكملت أبحاثها لدرجة الدكتوراه في آليات الهبوط في الحشرات الطيارة. وفي عام ١٩٦٠م أصبحت محاضرة في علم الحيوان في كلية الملكة ماري ووست فيلد، بجامعة لندن وظلت بها إلى سن التقاعد في عام ١٩٩٦م. إن حماسها في دراسة اللافقاريات وخاصة الحشرات، وفسيولوجيا الإحساس والسلوك قد أثر تأثيراً فعالاً في كثير من طلابها.

تتضمن اهتمامات الدكتورة جودمان البحثية اتجاهات علم الأحياء العصبي وعلم وظائف أعضاء الحشرات وخاصة أجهزة الطيران والرؤية في نحل العسل. فلا زالت المعلومات المتوفرة عن آليات حركة الطيران في صدر الحشرات والعوامل المؤثرة عليها من المخ قليلة، وقد قامت الدكتورة جودمان بحل هذه المشكلة وتوضيحها في النحلة من خلال وضع خرائط للدخل العصبي في عملية الرؤية وتأثير ذلك على الخلايا العصبية المحرة في عملية الطيران.

إن العلاقة المتداخلة والمتفاعلة بين علماء النحل والنحالين قد نبهتها إلى ضرورة تأليف كتاب يناسب القراء غير الأكاديميين وطلاب الجامعات والمهتمين بهذا المجال، ولذلك بدأت الدكتورة قودمان في عام ١٩٩٦م في تأليف كتاب "الشكل والوظيفة في نحل العسل".

إنه الكتاب الذي كانت تأمل في أن يساعد الطلاب المهتمين بمجال نحل العسل، واستمر اهتمامها وتنفيذها لهذا العمل حتى بعد إصابتها بسرطان الرئة. وإلى أن توفيت في عام ١٩٩٨، لم يكن هذا الكتاب قد اكتمل، بل كانت قد أنشأت "اتحاد ليسلي ج. قودمان لأبحاث فسيولوجيا الحشرات" ليأخذ على عاتقه بعد وفاتها مسئولية استكمال ونشر هذا الكتاب وقد تم هذا فعلاً بعد وفاتها بفضل الأستاذ الدكتور ريتشارد ج. كوتر رئيس اتحاد ليسلي ج. قودمان لأبحاث فسيولوجيا الحشرات، والدكتورة باميلا مون نائب مدير الجمعية الدولية لبحوث نحل العسل (إبرا).